

A LA MÊME LIBRAIRIE

LES FOSSILES. *Eléments de Paléontologie*, par MARCELLIN BOULE et JEAN PIVETEAU. 1935, 895 pages, 1330 figures.

MANUEL DE PALÉONTOLOGIE VÉGÉTALE, par LÉON MORET. 1943, 216 pages, 78 figures.

MANUEL TECHNIQUE DE CULTURE DES TISSUS VÉGÉTAUX, par R. J. GAUTHERET. 1942, 172 pages, 95 figures.

PRÉCIS DE BIOLOGIE VÉGÉTALE, par H. GUILLIERMOND et G. MANGENOT. 2^e édition, 1940, 1110 pages, 621 figures, 2 planches en couleurs (*cours du P. C. B.*).

LES
PLANTES FOSSILES
DANS LEURS RAPPORTS
AVEC
LES VÉGÉTAUX VIVANTS

(ÉLÉMENTS DE PALÉOBOTANIQUE
ET DE MORPHOLOGIE COMPARÉE)

PAR

LOUIS EMBERGER

Professeur à la Faculté des Sciences,
Directeur de l'Institut botanique de l'Université de Montpellier.

PRÉFACE DE M. PAUL BERTRAND

Professeur au Muséum d'Histoire naturelle de Paris.

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain, PARIS (VI^e)

1944

— *Tous droits de traduction, —*
de reproduction et d'adaptation
— réservés pour tous pays. —

Copyright 1944 by Masson et C^{ie}.
(Printed in France.)

AUX PALÉOBOTANISTES FRANÇAIS,
CRÉATEURS DE LA PALÉOBOTANIQUE :

AD. BRONGNIART, SCHIMPER, GASTON DE SAPORTA,
GRAND'EURY, BERNARD RENAULT

A LEURS ÉMINENTS SUCCESSEURS :

RENÉ ZEILLER, P. FLICHE, O. LIGNIER,
CH. EUG. BERTRAND

*Hommage d'admiration fervente pour
leur œuvre.*

*Hommage de reconnaissance pour la
gloire impérissable que leur labeur
assure à notre Patrie.*

L. E.

106175

PRÉFACE

Plus d'un siècle s'est écoulé depuis qu'ADOLPHE BRONGNIART a publié ses premiers travaux sur les plantes fossiles, et fondé la Paléobotanique sur ses bases les plus naturelles et les plus durables. Et pourtant cette science n'a pas encore acquis dans notre pays le degré de diffusion auquel elle pourrait prétendre. Non pas que les découvertes de BRONGNIART et le rayonnement de sa personnalité ne lui aient attiré de nombreux auditeurs et des disciples. Mais précisément parce que BRONGNIART était un grand savant, et un grand botaniste, comme D. H. SCOTT le proclame, il semblait difficile à d'autres d'aborder les mêmes sujets. Ainsi la nouvelle science ne semblait pas pouvoir être mise à la portée de toutes les intelligences.

A la suite de BRONGNIART, SCHIMPER, SAPORTA, RENAULT, GRAND'EURY, ZEILLER, d'autres encore s'adonnèrent à l'étude des flores disparues et à la description des structures fossiles. Les travaux qu'ils publièrent acquirent une renommée mondiale, mais contribuèrent peu à répandre chez nous les sujets dont ils traitaient, du moins pas dans la mesure où l'on eût été en droit de l'attendre. Le manque de temps, l'encombrement exagéré des programmes, telles sont les raisons majeures de cette carence, d'autant plus fâcheuse que, petit à petit, nous nous sommes laissés distancer en cette matière par plusieurs pays : Angleterre, Allemagne, Belgique, Amérique, qui ont su donner à la Paléobotanique la place qu'elle mérite dans l'enseignement supérieur.

Cette négligence n'est plus admissible aujourd'hui. Une compréhension exacte du monde végétal ne se conçoit pas sans la connaissance de son histoire. La notion d'évolution, longtemps sujet de controverse philosophique sans intérêt pratique, est entrée dans nos mœurs. Elle pénètre désormais nos actes, nos décisions les plus lourdes de conséquences, comme notre enseignement. Car « le passé éclaire le présent » et peut dans une large mesure nous aider à saisir le lent travail qui s'accomplit sous nos yeux et qui conduit à l'élaboration des formes futures, devenir incessant, dont nous n'aurions pas pleinement conscience, si nous n'avions pas consacré des moments bien employés à la contemplation des formes disparues.

Les origines de la flore actuelle, les raisons de la distribution géographique des espèces, les causes de leur disparition, l'évolution des formes et des structures, la solution des problèmes d'anatomie et de morphologie comparées, voilà tout ce que nous attendons des plantes fossiles : il faut qu'elles nous rendent intelligibles et logiques les manifestations actuelles du règne végétal.

Nul n'était mieux qualifié que M. le Professeur EMBERGER pour remplir ce programme. Renommé pour les belles découvertes, qu'il a faites tant personnellement qu'en collaboration avec les Professeurs GUILLIERMOND et MANGENOT, en s'attaquant aux problèmes les plus délicats et les plus ardu de la Cytologie, aux plastes et aux mitochondries; plus connu peut-être pour son œuvre magnifique au Maroc, où il a, en l'espace de dix années, jeté les bases de l'exploration détaillée de la flore et de la géographie botanique, M. EMBERGER est encore un apôtre convaincu de la valeur éducatrice et de la mission de la Science. Titulaire de la Chaire de Botanique de Montpellier, disciple et gendre de FLAHAULT, il ne pouvait manquer d'obéir aux mêmes directives, aux mêmes sentiments élevés qui avaient guidé son illustre prédécesseur. « J'avais reconnu, écrit CH. FLAHAULT dans ses Conférences de Paléobotanique (1), que la plupart de nos jeunes étudiants n'ont pas la moindre notion de l'histoire du monde organique; leur attention n'a pas été attirée sur elle. Il m'a paru nécessaire qu'un étudiant qui aborde l'étude des sciences biologiques sache que les êtres qu'il voit, animaux ou plantes, n'ont pas toujours existé; que nous assistons à une phase de l'histoire du monde, dont il convient de connaître au moins les grandes lignes. Je consacre depuis lors, au début de chaque année scolaire, une série de Conférences à la Paléobotanique comme introduction aux études supérieures de Biologie végétale. Le résultat a dépassé mes espérances. »

FLAHAULT écrivait ces lignes en 1902, deux ans après la publication des *Eléments de Paléobotanique* de R. ZEILLER, vingt ans après la publication du *Cours de Botanique fossile* autographié de B. RENAULT.

Que l'on songe maintenant à tous les progrès réalisés depuis 1900 ! La Paléontologie stratigraphique, fondée sur les empreintes végétales par BRONGNIART, est devenue l'auxiliaire le plus précieux des géologues et des ingénieurs, et ceux-ci, en retour, ont apporté aux spécialistes les documents recueillis dans toutes les parties du monde. En tout pays, les recherches géologiques pour l'eau, pour les mines, pour tous les grands travaux, sont devenues une besogne quotidienne. Il faut y joindre les explorations organisées par les Etats ou par les grandes Institutions uniquement pour des fins scientifiques. Comme fruits de cette

(1) CH. FLAHAULT : La Paléobotanique dans ses rapports avec la végétation actuelle. Conférences faites à l'Institut de Botanique de Montpellier, 1902-1903.

activité universelle, nous citerons : la forêt dévonienne de *Gibboa*, mise à jour par les travaux d'excavation entrepris en vue de l'alimentation en eau de la ville de New-York ; — les végétaux silicifiés de Rhynie, du Dévonien moyen également, découverts par le service géologique d'Ecosse au milieu de formations volcaniques ; — les végétaux vasculaires, les plus anciens que nous connaissions à l'heure actuelle, découverts dans les calcaires et les schistes à *Graptolites* du Silurien supérieur d'Australie ; — les végétaux houillers, recueillis dans le Shansi central par des expéditions suédoises organisées spécialement à cette intention, etc., etc...

La Paléobotanique a bénéficié de tous ces documents. Elle a bénéficié encore de tous les travaux d'anatomie comparée exécutés sur les végétaux vivants et fossiles, et de tous les progrès réalisés par les botanistes dans l'étude des types actuels. La connaissance détaillée des prothalles des *Lycopodiales* et des *Psilotales*, parachevée par les découvertes de LAWSON et d'HOLLOWAY (1916 à 1939), n'est pas un des moindres événements à rappeler dans cette marche triomphale.

Dès lors, on peut mesurer toute l'ampleur de la tâche assumée par M. EMBERGER. Il l'a accomplie avec le même enthousiasme, la même curiosité ardente et jeune, qu'il avait naguère apportée dans ses études de Cytologie et de Géographie botanique. Toujours désireux de s'instruire, mais aussi d'instruire les autres, il a rédigé ses cours avec la conscience intime de rendre service d'abord aux élèves et aux professeurs, puis aux ingénieurs et aux géologues, à tous ceux qui ont besoin, pour progresser dans leurs travaux, de recourir en quelque manière aux plantes fossiles.

Ce livre est ainsi destiné à faire époque. Désormais, la Paléobotanique prend place dans l'enseignement régulier de nos Facultés. Nous sommes heureux de ce succès et, en félicitant M. EMBERGER de son œuvre, nous tenons à exprimer également notre reconnaissance à la Maison Masson, qui a apporté tous ses soins à cette réalisation. Auteur et éditeur ont bien mérité de notre pays.

PAUL BERTRAND.



LES PLANTES FOSSILES

DANS LEURS RAPPORTS AVEC LES VÉGÉTAUX VIVANTS

(ÉLÉMENTS DE PALÉOBOTANIQUE
ET DE MORPHOLOGIE COMPARÉE)

INTRODUCTION

Les hommes, pour juger les événements sociaux dont ils sont témoins, font volontiers appel à l'Histoire. La nature humaine n'ayant pas changé, l'activité de l'homme s'est toujours manifestée avec un certain déterminisme, ce qui a permis de dire que l'Histoire se répète continuellement. C'est pour cette raison que le passé permet de comprendre les phénomènes actuels et qu'il éclaire, sur une certaine distance, l'avenir.

Le monde végétal qui nous entoure s'explique, lui aussi, par le passé. Les formes, si diverses, qui peuplent le globe sont filles du temps; elles sont l'étape actuelle d'une lente élaboration qui a conduit la descendance des premiers organismes aux types contemporains. On ne peut comprendre le monde des plantes vivantes sans en connaître le passé, et tout enseignement botanique devrait en être inspiré.

Il ne paraît pas inutile de rappeler cette vérité.

En éliminant délibérément la Paléobotanique de nos programmes, nous négligeons le passé si riche en enseignements. Les découvertes paléobotaniques ont montré que beaucoup de notions « classiques » ne sont que des hypothèses qui ont pris, au cours des temps, rang de faits par oubli de leurs origines et une sorte d'avancement à l'ancienneté.

La Paléobotanique n'est pas encore assez ancienne pour avoir eu le temps d'exercer une influence décisive sur la Botanique classique dont elle ne devrait plus être séparée. Elle est née seulement au début du XIX^e siècle, avec l'œuvre grandiose de BRONGNIART (1801-1876), à une époque où la Botanique avait déjà un passé chargé de gloire et une doctrine ferme, enseignée et transmise à de nombreuses

générations. Il n'est donc pas étonnant que les grandes découvertes paléobotaniques soient restées, si longtemps, en marge de la Botanique « vivante » et qu'elles n'occupent généralement qu'une place modeste en fin des ouvrages, comme si le monde actuel était sans rapports avec ses racines.

Les théories « classiques » exercent une si grande emprise sur notre esprit, et notre confiance en elles est si grande, que nous avons une tendance à ne retenir de la Paléobotanique que les faits qui leur sont favorables et de considérer comme insuffisants ceux qui les contredisent. C'est cependant presque toujours la Paléobotanique qui a raison et non pas nos théories.

Les manières de voir anciennes sont lentes à disparaître ; il est difficile de nous affranchir complètement de notre temps dont nous partageons, à des degrés divers, les préjugés et les infirmités intellectuelles. Tous les hommes qui réfléchissent en font l'expérience et peuvent évoquer des exemples.

En voici quelques-uns dans le domaine de la Botanique. Une des conceptions théoriques les plus fortement ancrées, qui pèse encore lourdement sur toute la Botanique, est celle de la structure de la fleur. Cet organe est, du point de vue morphologique, un axe feuillé. Dans la fleur primitive, l'axe était allongé et les feuilles insérées sur une spire. Or, aucun fait paléontologique n'a encore confirmé ces hypothèses. Les formes d'Angiospermes les plus anciennes montrent une dominance nette de fleurs périgynes et verticillées, en tous cas dépourvues d'axe allongé. Les découvertes paléobotaniques nous montrent que la fleur des Angiospermes s'est peu à peu différenciée aux dépens de structures très diverses qui existaient chez les plantes à ovules au moment de l'apparition des Angiospermes, et qu'elle représente un système d'axes (cauloïdes ou télomes) contractés à l'extrême et devenus bilatéraux par modification de la structure anatomique. Nous verrons qu'il n'y a pas *une* fleur primitive, mais *des* fleurs primitives, en raison de la diversité d'origine des Angiospermes.

La Morphologie des plantes actuelles distingue trois types fondamentaux d'organes : tige, racines et feuilles. La Paléobotanique nous montre l'identité de nature de ces organes qui représentent, tous, des cauloïdes ou télomes de structure variée, parvenus à des degrés différents de développement phylétique. Le cauloïde ou télome est l'unité morphologique primordiale (voir p. 133).

Nous admettons que les ovules sont toujours des formations foliaires fixées sur les « carpelles », alors qu'il est évident que, chez les Centrospermées, ils sont sur l'axe floral et que la Morphologie comparée et la Paléobotanique prouvent que le vrai carpelle est le tégument de l'ovule.

Dans nos classifications des Cryptogames vasculaires, nous mettons, à la base, les Fougères, auxquelles succèdent, dans l'ordre, les Prêles et les Lycopodes, alors que les faits paléontologiques montrent que les Lycopodes sont, parmi les Cryptogames vasculaires vivants, les plus anciens et qu'ils doivent occuper le premier rang dans toute méthode de classification rationnelle des végétaux actuels.

Les faits paléobotaniques donnent ainsi des aperçus nouveaux sur beaucoup de problèmes essentiels, et l'on conçoit l'impulsion nouvelle qu'ils peuvent donner à la Morphologie végétale comparée, à la Systématique et à la Géographie botanique.

*
**

Les lignes précédentes indiquent dans quel esprit le volume présent a été rédigé.

Dans une première série de chapitres, nous étudierons les types éteints et nous en tirerons les conclusions tant du point de vue morphologique que de celui de la Systématique.

Ces développements permettront d'exposer, à la fin du volume, comment le monde végétal s'est peu à peu constitué et a été conduit à sa composition actuelle. On verra avec quelle ténacité la vie végétale a poursuivi sa carrière, malgré toutes les vicissitudes cosmiques, depuis l'Algue la plus simple jusqu'à l'Angiosperme la plus complexe. Nous verrons que les grandes subdivisions du règne végétal en Thallophytes, Cryptogames vasculaires, Gymnospermes, Angiospermes, ne sont pas des unités artificielles inventées par les systématiciens, mais les principaux épisodes d'un long film qui se déroule imperturbablement, depuis l'origine de la vie, d'après ses lois propres, comme mû par un moteur interne. Dans cette multitude de formes actuelles, nous sommes incapables de démêler avec certitude les formes qui engendrent, peut-être déjà sous nos yeux, les types nouveaux qui doivent succéder aux Angiospermes.

Au cours de ce développement prodigieux, tout n'a pas servi à l'édification des types nouveaux. La flore de chaque étape nous montre qu'un petit nombre de formes, seulement, ont progressé ; d'autres se sont développées et diversifiées à l'intérieur des limites morphologiques de leur type ; d'autres encore paraissent être figées dans leurs formes originelles et ont fait figure de survivantes d'autres temps ou de « fossiles vivants », leurs congénères ayant depuis longtemps disparu de la scène. Le passé ne meurt pas complètement ; ainsi s'explique la grande diversité du monde qui nous entoure, composé aujourd'hui de Thallophytes, de Cryptogames vasculaires, de Gymnospermes et d'Angiospermes, types apparus par vagues successives. Un

seul type fondamental d'organisation a disparu, celui des Préphanérogames (Ptéridospermées et Cordaitales), qui représentent des Cryptogames vasculaires à ovules.

*
**

Les éléments essentiels de ce volume ont fait l'objet de mon Cours de Botanique enseigné aux étudiants de la Faculté des Sciences de Montpellier. J'en ai complété la documentation, afin que le volume puisse être consulté avec fruit non seulement par les botanistes, mais encore par tous ceux qui s'intéressent à la Paléobotanique : géologues, ingénieurs-mineurs, géographes.

Des ouvrages importants sur la Paléobotanique ont paru depuis 1900 dans les pays de langue anglaise ou allemande. Les ouvrages de BOWER, DARRAH, HIRMER, SCOTT, SEWARD, ZIMMERMANN, sont les plus connus, pour ne noter que les plus récents. En France, patrie du fondateur de la Paléobotanique et de tant de Paléobotanistes éminents, nous n'avons aucun ouvrage d'ensemble depuis les remarquables *Éléments de Paléobotanique* de R. ZEILLER. Le grand ouvrage récent de BOULE et PIVETEAU, intitulé *Les Fossiles*, est presque entièrement consacré aux fossiles d'origine animale.

Il faut donc remercier très vivement MM. MASSON et C^{ie} de combler une lacune si importante dans notre bibliographie nationale, et je me permets de leur dire combien je suis heureux et honoré de faire paraître ce volume chez eux, avec la belle présentation coutumière de cette grande maison.

J'ai, chemin faisant, contracté encore de grandes dettes de reconnaissance envers les collègues et amis qui m'ont assisté de leurs conseils et de leur dévouement.

Je n'oublie pas ce que je dois à M. PAUL BERTRAND ; il m'a secondé avec une bienveillance et un dévouement sans bornes. Il a mis à ma disposition sa grande compétence, sa bibliothèque, sans lesquelles je n'aurais pas osé entreprendre ce voyage à travers un monde auquel il m'a initié. Je ressens tout le prix de la bienveillante préface qu'il a consenti à écrire et le prie d'agréer l'expression de ma profonde reconnaissance.

M^{me} P. LEMOINE a bien voulu revoir le chapitre des Algues et me guider dans les difficultés que présentent les Mélobésiées. M. L. LAURENT a examiné celui des Angiospermes. MM. CASTERAS, DENIZOT, THORAL, ont été des guides sûrs là où il était question de Géologie. M. BRAUN-BLANQUET m'a généreusement ouvert sa bibliothèque. M. DUPARQUE m'a donné des conseils précieux pour la rédaction du chapitre sur les houilles et autorisé à reproduire certains de ses beaux

clichés. Je dois à M. WM. C. DARRAH et R. FLORIN quelques renseignements précieux. Mes collaborateurs, MM. PITOT et GUINCHET, se sont astreints à la lecture de ce long manuscrit et m'ont fait des remarques utiles.

J'exprime à toutes ces personnalités ma très grande gratitude.

Enfin, mon ami G. MANGENOT, Professeur à la Sorbonne, a suivi pas à pas l'élaboration de cet ouvrage, et les nombreuses discussions que j'ai eues avec lui m'ont été très profitables. Il a bien voulu assurer, en ces temps difficiles, la tâche ingrate de la lecture et de la correction des épreuves. La part qu'il a prise ainsi à ce livre est très grande, et je l'en remercie tout particulièrement, avec toute mon amitié.

Montpellier, le 1^{er} mai 1941.

I

SUR LA DURÉE DES TEMPS GÉOLOGIQUES

Nous avons fait remarquer dans l'Introduction le nombre réduit et l'immense durée des types végétaux fondamentaux formés au cours des temps. La diversification du monde végétal s'est donc effectuée très lentement.

Pouvons-nous avoir une idée du temps qui s'est écoulé depuis l'apparition des premiers végétaux ? Cette question est inséparable de celle de l'âge de la Terre, c'est-à-dire de l'âge de la première croûte terrestre.

Ce problème préoccupe depuis longtemps les naturalistes, mais il n'a fait de réels progrès que depuis la découverte de la radioactivité (1^{er} mars 1896, par HENRI BECQUEREL). On peut, certes, encore discuter les chiffres obtenus par ces techniques modernes, mais la méthode qui permet de résoudre le problème est trouvée; les résultats seront simplement plus précis au fur et à mesure de son perfectionnement.

Nous savons aujourd'hui que l'âge de la Terre est de l'ordre de millions de siècles. Sur ce point, l'accord est unanime, et nous sommes loin des divergences d'opinion qui régnaient aux XVIII^e et XIX^e siècles, et même il y a peu de temps encore : BUFFON estimait l'âge de la Terre à 100.000 ans; Lord KELVIN accordait 100 millions d'années en 1871 et 20-40 millions en 1889.

Ces différences s'expliquent par la diversité et l'incertitude des méthodes : calcul de la vitesse de sédimentation (BUFFON, DE GEER, nombreux savants anglais et américains), calcul de l'âge des Océans en cherchant en combien d'années les fleuves ont apporté les quantités de matières minérales contenues dans les mers (J. JOLY), calcul de la vitesse de refroidissement du globe (Lord KELVIN), etc...

La radioactivité a permis de poser le problème correctement. Cette

nouvelle méthode qui en découle est connue sous le nom de *méthode du plomb*.

Le principe de cette méthode est dans la propriété qu'ont les corps radioactifs de se désintégrer en un certain nombre d'éléments, parmi lesquels figurent le Radium, mais surtout le Plomb d'un certain poids atomique (206, 207 ou 208) (1) et l'Hélium.

Parmi ces corps radioactifs, figurent l'Uranium, l'Actinium et le Thorium. Le premier, en se désintégrant, aboutit au Radium, au Plomb 206 et à l'Hélium; l'Actinium donne du Plomb 207 et de l'Hélium, et le Thorium, du Plomb 208 et de l'Hélium.

Connaissant la vitesse de la désintégration de ces corps, en particulier celle de l'Uranium, on peut calculer la masse de Plomb et d'Hélium qui se forme en un temps donné, ainsi que le temps nécessaire à la formation d'une masse déterminée de Plomb 206 et d'Hélium. Donc en dosant l'Uranium, l'Hélium et le Plomb de poids atomique déterminé dans un minerai à Uranium, on peut en déduire l'âge du minerai.

Dans la pratique, la teneur en Plomb de poids atomique déterminé est seule intéressante, car l'Hélium s'échappe en partie des minéraux radioactifs et ne peut donc fournir des résultats précis. Les minerais de choix sont les Uraninites (oxydes d'Uranium), parce qu'ils sont dépourvus de Plomb ordinaire, ce qui supprime une grande difficulté dans l'analyse.

Telles sont les grandes lignes de cette méthode. Son principal défaut, en dehors de sa délicatesse, est de nécessiter des minerais très rares, comme les Uraninites.

Bien qu'on ne puisse pas affirmer en toute certitude que les chiffres obtenus par cette méthode correspondent exactement à la vérité, on peut néanmoins leur accorder un grand crédit. La concordance frappante d'analyses faites sur des minerais de toutes les parties du monde indique un ordre de grandeur incontestablement juste (E. GAGNEBIN).

Cette méthode du Plomb permet d'estimer que le Cambrien a commencé il y a 600-700 millions d'années. Il y a des roches beaucoup plus anciennes; l'Uraninite de Keystone (Black Hills) indique un âge de 1.465 millions d'années (DAVIS), et celle de Sinyaya Pala (Carélie) daterait de 1.852 millions d'années. La première croûte terrestre aurait à peu près ce dernier âge.

Partant de ces données, on peut, malgré l'absence de mesures précises, estimer l'âge des sédiments. SCHUCHERT (1931) a calculé qu'une couche de grès de 1 m. d'épaisseur demande 1.500 ans pour se déposer; 1 m. d'argile schisteuse, 3.000 ans, et 1 m. de calcaire, 7.500 ans. Il est possible d'assigner ainsi à chaque période géologique une durée

(1) Le poids atomique du Plomb ordinaire est 207,20.

approximative. Nous reproduisons ci-dessous un tableau qui résume les résultats auxquels on est parvenu (fig. 1).

Cette figure montre que le Cambrien marque l'avènement des temps récents du globe, puisque son âge ne dépasserait pas 700 millions d'années, alors que les temps antécambriens ont duré beaucoup plus longtemps, au minimum 1 milliard d'années.

Le parallélisme entre cette échelle et celle de l'apparition des divers

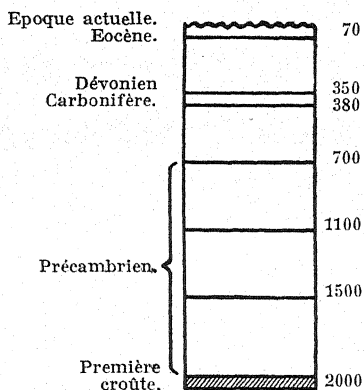


FIG. 1.

Schéma indiquant l'âge de quelques dépôts géologiques (d'après les travaux de HOLMES).

Les chiffres indiquent les années en millions.

types morphologiques des végétaux montre combien l'élaboration des formes végétales a été lente, et combien certains types sont anciens. Il a fallu un temps très long pour conduire les Algues au stade Cryptogame vasculaire, des millions d'années aux Cryptogames vasculaires pour élaborer le type Gymnosperme, et les Angiospermes typiques n'ont fait leur apparition qu'aux temps secondaires, c'est-à-dire seulement il y a un peu plus d'une centaine de millions d'années.

II

LES ROCHES DE FOSSILES

Les fossiles sont plus ou moins dispersés dans les sédiments, mais il en existe parfois des amas considérables.

Certaines roches sont formées en majorité ou en totalité de restes d'organismes. C'est le cas de beaucoup de calcaires (craie), du tripoli, de la tourbe, du lignite et, enfin, des houilles.

Le *calcaire à entroques* est formé d'une accumulation de débris de tiges et d'articles de Crinoïdes ou de radioles d'Oursins. Il y a des *calcaires à Polypiers*, à *Foraminifères*, constitués presque exclusivement par ces animaux. La *craie blanche* est une masse de Globigérines, d'Algues microscopiques et de grains amorphes de carbonate de chaux.

Les *tripolis* ou *farines siliceuses* sont formés de myriades de Diatomées.

La *tourbe* résulte de la décomposition sur place des organismes, en particulier des Sphaignes (*Sphagnum*), en milieu très humide, pauvre en oxygène, et à des températures relativement basses (1). Ces Mousses, en se décomposant par la base, s'élèvent peu à peu au-dessus du niveau de l'eau, ce qui donne aux tourbières typiques cet aspect boursoufflé caractéristique.

Le *lignite* est un charbon terreux formé de gros fragments de fossiles végétaux, parmi lesquels abondent tiges et rameaux.

Le *jais* est une variété de lignite de bois fossiles pénétrés par une substance amorphe.

(1) Les tourbières se forment surtout dans les zones tempérée et froide du globe; sous les tropiques, elles sont beaucoup plus rares.

LES HOUILLES

Le charbon est entièrement composé de restes végétaux. Il est une véritable roche sédimentaire tant par sa composition que par son mode de formation.

Contrairement à ce que l'on a cru pendant longtemps, les dépôts de charbon sont nettement stratifiés et partagent tous les caractères des roches sédimentaires, et les lois générales de la sédimentation s'appliquent aux bassins houillers comme aux autres bassins sédimentaires. Les travaux récents de DUPARQUE en ont fourni la preuve définitive, mais c'est GRAND'EURY qui a le premier reconnu la nature stratifiée et l'origine sédimentaire de la houille.

Etant donné l'importance économique mondiale du charbon, celui-ci a fait l'objet de très nombreuses études dans tous les pays. Il ne saurait être question de résumer ici une question dont les aspects sont si multiples. Nous nous bornerons simplement à indiquer les faits saillants intéressant le paléobotaniste.

La grande masse des charbons est paléozoïque, principalement carbonifère.

D'une manière générale, les charbons sont constitués d'éléments figurés variés d'origine végétale, noyés dans une pâte amorphe.

L'origine végétale des charbons est connue depuis longtemps, mais seule l'étude microscopique systématique a pu nous éclairer de manière satisfaisante sur leur composition et permettre de comprendre leur formation.

Quant à l'origine botanique, on peut distinguer (DUPARQUE) :

1° Les *charbons d'origine terrestre* ou *terrigènes*. Ce sont les houilles proprement dites, formées de débris des végétaux supérieurs qui peuplaient les forêts palustres anthracolithiques.

2° Les *charbons mixtes*, constitués par des débris de végétaux supérieurs en mélange avec beaucoup d'éléments planctoniques. Ils sont connus sous le nom de *gayets*, de *cannel coals* ou de *pseudo-cannel coals*.

3° Les *charbons d'origine planctonique* ou *plancogènes* formés presque exclusivement des végétaux et animaux microscopiques qui constituent le plancton et le benthos. Ce sont les *Bogheads* ou *charbons d'Algues* que l'on ne distingue pas toujours, chez nous, des charbons mixtes ou gayets.

Ces deux derniers types constituent ce qu'on appelle, parfois, par opposition aux houilles, les *charbons spéciaux*.

Nous étudierons sommairement la composition de ces divers types de charbons, puis leur genèse.

A. — LES HOUILLES PROPREMENT DITES OU CHARBONS TERRIGÈNES

Généralités. — Contrairement à ce que l'on admettait jusqu'à ces dernières années, les éléments figurés des houilles ne sont pas formés de grands débris végétaux, mais seulement de menues particules des plantes houillères, appartenant à un petit nombre d'organes ou de tissus végétaux. Les éléments qui concourent à la formation des houilles sont des fragments de tissus incrustés (sclérénchymes,



FIG. 2. — Coupe horizontale à travers un charbon de spores (mines domaniales de la Sarre).

Ms, Ms₁, Ms₂, Ms₃ : macrospores.

ms, ms₁ : amas de microspores emplissant les espaces entre les macrospores.

P : pâte ou ciment amorphe fondamental (cl. DUPARQUE).

tissus ligneux) et de tissus sécréteurs, des cuticules et des spores, éléments les plus résistants aux attaques bactériennes de décomposition. Parenchymes, collenchymes, tous les tissus cellulosiques ont disparu pour former, comme nous le verrons, en grande partie, la *pâte*.

Ces divers éléments ne sont pas mélangés pêle-mêle dans tous les dépôts. Ils sont nettement stratifiés. Il y a des *houilles* dites de *cutine* (ou bitumineuses) formées presque exclusivement de cuticules et d'enveloppes de spores (exines cutinisées), avec des débris d'appareils sécréteurs. On peut encore distinguer, suivant la prédominance de l'un ou de l'autre de ces éléments, le *charbon à cuticules* ou de *feuilles* (pétioles, jeunes rameaux) et le *charbon de spores* (fig. 2-3).

D'autres houilles sont essentiellement constituées de fragments incrustés avec éléments sécréteurs ; elles sont dites *ligno-cellulosiques* ou *houilles à coke* (fig. 6).

Les éléments figurés organiques. — Les débris cutinisés (spores, cuticules) tiennent une place prépondérante dans certaines veines de houille (concession de Bruay, au-dessus du niveau marin de Rimbert).

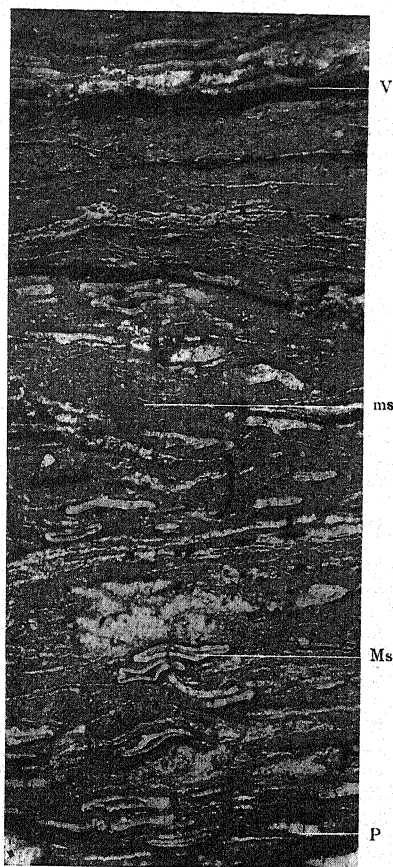


FIG. 3.

FIG. 3. — Coupe verticale à travers un charbon de spores (mines de Nœux). Les spores sont aplaties.

Ms : macrospores. — ms : microspores. — P : pâte ou ciment amorphe fondamental. — V : vides ou fentes de retrait ($\times 16$; cl. DUPARQUE).

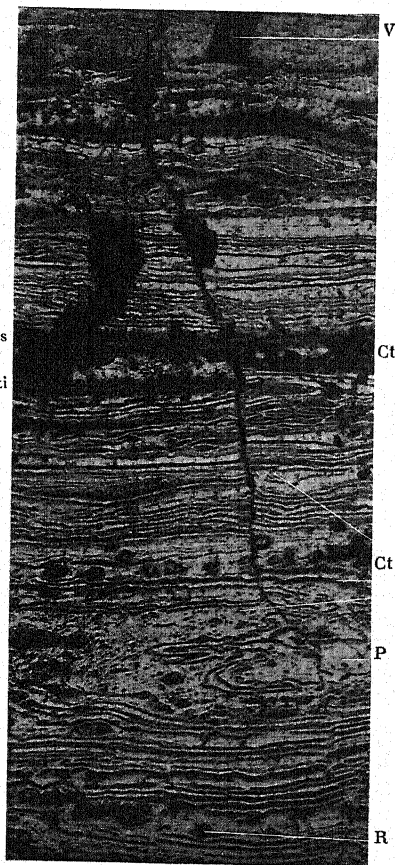


FIG. 4.

FIG. 4. — Coupe verticale à travers un charbon de cutine (mines de Nœux). Ct : cuticules. — R : corps résineux. — P : ciment amorphe. — V : vides de retrait (cl. DUPARQUE).

Ils donnent un charbon *gras*, riche en matières volatiles, de composition chimique définie, la cutine qui imprègne les cuticules et l'exine.

des grains de pollen ou des spores ayant une origine chimique connue. On sait que celle-ci est un produit d'oxydation d'acides gras non saturés (1).

L'épaisseur de ces couches suppose des amas énormes de matière. On a noté des couches de spores épaisses de plusieurs mètres. Dans certains bassins polonais, des couches très importantes de charbon bitumineux sont presque exclusivement constituées de spores (fig. 2).

Exines et cuticules sont nettement reconnaissables au microscope, parce que, dans ces charbons, elles sont à peu près les seuls éléments constitutifs figurés. La pâte fondamentale, ainsi que la substance des parenchymes, sont à l'état amorphe de charbon brillant (vitrain) (2) (fig. 3, 4, 5).

Ces éléments figurés proviennent des Lycopodiales arborescentes

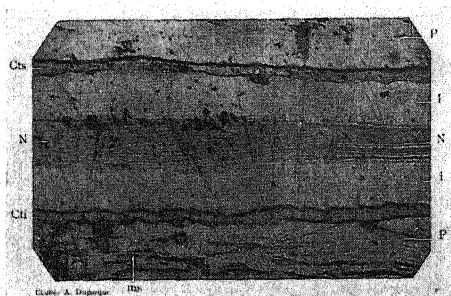


Fig. 5.

Détail d'un charbon de cutine.

On distingue une feuille avec sa cuticule sup. et inf. (Cts et Cti), sa nervure (N), son parenchyme gélifié (i). — P : pâte amorphe (cl. DUPARQUE).

(Lépидodendracées), d'Equisétacées (Calamites), de Fougères, de Ptéridospermées et de Cordaïtées, végétaux qui constituaient le fond de la végétation anthracolithique.

Les corps résineux existent dans toutes les houilles, mais ne jouent jamais un rôle important. On reconnaît des poches sécrétrices, des canaux sécréteurs et des cellules sécrétrices isolées. Dans certaines cellules, ceux-ci ont été fossilisés (fig. 4, R, et 6, R).

(1) Il est intéressant de noter que les combustibles liquides naturels (pétroles) dérivent de substances animales ou végétales appartenant au groupe des graisses. Il n'est donc pas étonnant que les houilles de cutine, riches en substances issues d'acides gras, soient particulièrement riches en matières volatiles. La synthèse industrielle des carburants pétroliers à partir de certains charbons a ainsi pu être entreprise. — A ces charbons gras, on oppose les charbons maigres ou anthracites, pauvres en matières volatiles, mais riches en carbone fixe. Les houilles à coke sont intermédiaires.

(2) Les houilles brillantes sont riches en matière organique dite non organisée; les houilles mates sont pauvres. En règle générale, l'éclat d'une houille est directement proportionnel à la masse de pâte amorphe en présence (DUPARQUE).

Les débris des tissus incrustés (scélérénchymes, trachéides) constituent les *charbons ligno-cellulosiques* (1) (fig. 6).

Comme l'appareil de soutien des Lycopodiales arborescentes était surtout formé de scélérénchyme, on peut en déduire que les charbons riches en débris de cette espèce proviennent de ces végétaux, alors

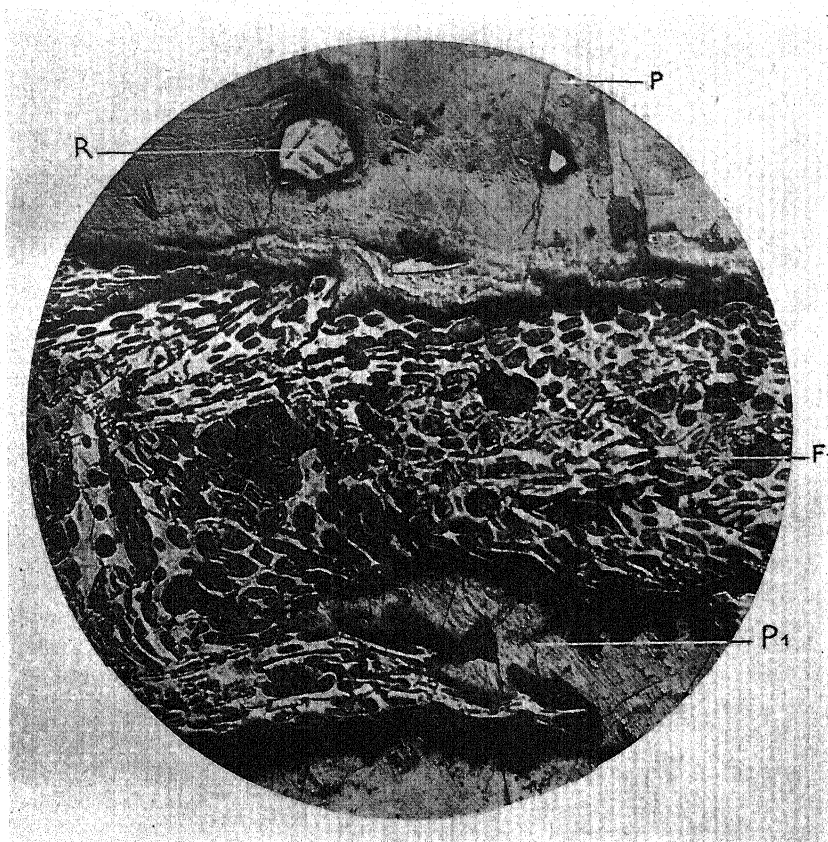


FIG. 6. — Débris organisés des houilles ligno-cellulosiques. Section verticale d'une houille des mines de Nœux (houille grasse à coke: mat. vol., 20,67 %). F : tissu ligneux. — R : corps résineux. — P : pâte amorphe. — P₁ : pâte amorphe qui a pénétré dans le bois. La houille encaissante est formée de pâte amorphe, de débris résineux et ligneux (× 250; cl. DUPARQUE).

que ceux dans lesquels abondent les tissus ligneux sont dus principalement à des Cordaïtées et à des Ptéridospermées.

(1) *Houilles à coke* quand les masses de débris organisés et de pâte s'équilibrent sensiblement ; *anthracites*, lorsque la pâte domine avec des débris rares et très altérés, d'où leur brillant.

Les houilles ligno-cellulosiques, comme les précédentes, sont finement stratifiées, ce qui indique que la division en menus morceaux était déjà réalisée au moment du dépôt, observation dont nous tirerons profit, lorsque nous examinerons la constitution des dépôts houillers.

La pâte. — Tous ces éléments organiques figurés, spores, cuticules, corps résineux, fragments de tissus incrustés, sont noyés dans une pâte d'origine organique amorphe (1) plus ou moins brillante.

Cette pâte se comporte exactement comme le ciment des autres roches sédimentaires. Elle formait vraisemblablement une suspension colloïdale baignant les débris organiques figurés. A un moment donné, elle s'est coagulée et a été précipitée au fond de l'eau entraînant des fragments organisés. On peut penser que cet enrobage des débris organiques a exercé une influence inhibitrice sur les fermentations par une sorte de fixation, au sens histologique du mot. En l'absence de particules solides, la solution colloïdale s'est précipitée seule et a constitué les minces lits de quelques millimètres d'épaisseur de *houille brillante* ou *vitrain* qui sillonnent les dépôts.

La pâte amorphe est indiscutablement d'origine organique. Comme on n'a jamais pu identifier dans les houilles d'autres éléments anatomiques que des débris cutinisés, des fragments d'appareils sécréteurs et de tissus incrustés, on peut penser qu'elle provient de la désorganisation des autres tissus végétaux, en particulier des parenchymes, du protoplasme et de ses constituants (pigments chlorophylliens), des produits métaboliques, etc.

Cette interprétation est confirmée par le fait que, dans beaucoup de fossiles, les tissus non lignifiés (écorce, liège, etc.) sont remplacés par une assise de charbon amorphe brillant. Les tiges, par exemple, sont souvent entourées d'une couche de ce charbon. Nous avons vu que les cuticules contiennent souvent aussi du charbon amorphe brillant, restes non douteux des parenchymes désorganisés (fig. 5, i).

TUPHOLME a apporté la preuve expérimentale de cette interprétation : en arrosant les débris végétaux étalés sur une aire avec une solution chimique favorisant les fermentations, ce savant a constaté qu'au bout de deux à trois mois les débris végétaux étaient transformés en une masse plastique amorphe où n'existaient plus que quelques débris organisés. Ces expériences mériteraient d'être reprises, car elles ne sont peut-être pas décisives.

D'ailleurs, la gélification du squelette celluloso-pectique, qui est, dans une large mesure, une transformation de corps figurés en masse amorphe, est un phénomène très répandu chez les végétaux.

(1) Amorphe signifie ici qu'au plus fort grossissement praticable ($\times 2.000$), on n'a pas observé de structure organisée.

On peut donc penser que les sédiments houillers, avant d'être solidifiés, sont passés par un stade plastique. L'existence de galets inclus dans les strates, comme les pierres dans le goudron ramolli par la chaleur, le confirme.

Retenant la diversité d'origine de la pâte amorphe, DUPARQUE reconnaît deux types chimiques de substance amorphe. L'un, spécifique des houilles de cutine, a pour origine le protoplasme et ses substances métaboliques (protides, pigments, glucides, etc., bref, les parties pauvres en cellulose); l'autre, celui des houilles ligno-cellulosiques, provient plus spécialement de l'altération des composés cellulose-pectiques.

Substances minérales. — Les houilles contiennent toujours des quantités plus ou moins élevées de substances minérales provenant de sources diverses. Il faut d'abord tenir compte de la richesse propre, en matière minérale, des particules organiques. Les organes cutinisés, par exemple, renferment 5 à 6 %, et plus, de matières minérales; les houilles de cutine sont donc riches en cendres. Les substances ligneuses ne contenant que 1 % de matières minérales, leurs houilles sont pauvres en cendres.

Les autres matières minérales des dépôts houillers sont d'origine allogène.

Autres caractères des couches de houille. — La texture des dépôts de houille montre que les couches n'ont subi, dans des conditions normales, que de faibles pressions, contrairement à l'opinion jusqu'à ce jour classique. Le tassement qu'on y observe est naturel. La présence de « vides » (espaces remplis d'air) dans les houilles permet de croire que les couches de combustible n'ont pas été comprimées ou laminées. Ces espaces sont des vides de retrait (fig. 3, 4, V), des décollements provoqués par la contraction normale de la pâte colloïdale formant le ciment. Les couches de houille n'ont été comprimées que par des remaniements tectoniques, donc secondairement et accidentellement.

B. — LES CHARBONS SPÉCIAUX

1. — Les charbons mixtes.

Ces charbons sont encore connus sous les noms de *cannel coals* et de *pseudo-cannel coals*. En France, on les appelle couramment *gayets*, mais ce terme est plutôt générique, car il s'applique, chez nous, aussi bien aux *cannel coals* qu'aux *bogheads*.

La composition morphologique de ces dépôts justifie l'appellation de *charbons mixtes*. CH. E. BERTRAND et RENAULT ont montré que les *cannel coals* sont constitués surtout par des microspores et des cuticules avec quelques débris de tissus sclérifiés, et par des Algues. Il y a donc ici un mélange d'éléments des houilles de cutine et des bogheads. En ce qui concerne les *pseudo-cannel coals*, ce sont des houilles apparentées aux houilles ligno-cellulosiques, mais à texture très fine, semblable à celle des *cannel coals* vrais. Il y a, comme toujours, une pâte amorphe.

Les lits de charbons mixtes sont souvent en contact avec les houilles de cutine et ligno-cellulosiques auxquelles ils passent insensiblement.

La composition, ainsi que la structure et la localisation de ces charbons, permet de penser qu'ils se formaient dans des zones plus calmes de la lagune que celles où étaient déposées les houilles proprement dites ou terrigènes. Ils représentent des faciès d'eau plus profonde de houille de cutine ou ligno-cellulosique.

2. — *Les bogheads.*

Les bogheads sont des charbons riches en gaz (60-70 % et plus), formés d'éléments planctoniques, reliés par un ciment. CH. E. BERTRAND et RENAULT ont découvert (1892) que ces charbons étaient constitués presque entièrement par une accumulation d'Algues appartenant aux Chlorophycées, principalement aux Botryococcacées (p. 60), et aux Protophycées (p. 49) (fig. 7).

Cette interprétation, contestée à l'origine par certains auteurs (JEFFREY, P. POTONIE), est aujourd'hui généralement admise, à la suite de travaux de ZALESSKY, TEMPERLEY et de P. BERTRAND, qui ont confirmé la découverte de leurs prédécesseurs.

A côté des Algues microscopiques, il y a des animaux planctoniques et des rares débris animaux et végétaux.

Les bogheads se sont sédimentés en eau calme et profonde.

En 1914, ZALESSKY a identifié le *g. Pila* du boghead d'Autun avec le *g. Botryococcus* actuel. Il signale dans les lacs de Russie et de Sibérie des gelées d'Algues pouvant y former des dépôts de 10 à 15 m. d'épaisseur; elles sont presque exclusivement constituées par le *Botryococcus Braunii* Kütz.

Les Algues des bogheads d'Australie (*Reinschia*) sont aussi, selon TEMPERLEY et P. BERTRAND, des *Botryococcus* (p. 60) ou, au moins, des Botryococcacées.

Ces homologations ont été récemment confirmées par les découvertes de FRÉMY et L. DANGEARD. Il y a de grandes affinités entre les *Pila*, *Reinschia* et *Botryococcus*.

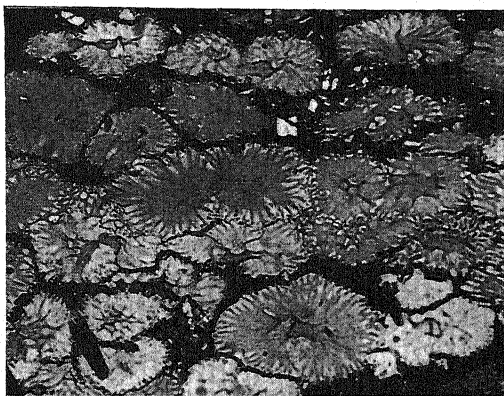
Le boghead d'Esthonie est formé d'Algues unicellulaires voisines des *Glæocapsa* actuels, le g. *Glæocapsomorpha* ZAL. (Protohycées, p. 49).

Certains bogheads russes (Toula) sont à *Cladiscothallus* (p. 49). En Angleterre (*boghead Armadale*), il y a des *Thylax* (*T. britannicus* REN., p. 59) considérés, avec certaines réserves, comme *Scenedesmacées*.

La matière première de la pâte amorphe des bogheads était formée par la gelée qui entourait les colonies.

Les adversaires de l'origine algale des bogheads invoquent la grande putrescibilité et la fragilité de structure des Algues en question. Ils pensent que ces soi-disant Algues sont des exines de spores ou même des concrétions minérales. Ces opinions ne sont plus soutenables.

FIG. 7.
Charbon de boghead
d'Autun
montrant des colonies
de *Pila bibractensis*
BERTR. et REN.
(× 150; cl. P. BERTRAND).



ZALESSKY a fait remarquer la grande résistance et même l'imputrescibilité des gelées de *Botryococcus*. L'étude chimique des enveloppes gélifiées de ces Algues a mis en évidence des matières grasses, de la cellulose, de la gomme, indiquant une composition en accord avec la richesse en substances volatiles des bogheads. D'un autre côté, TEMPERLEY a démontré (1936) que les *Reinschia* donnent les mêmes produits chimiques que les *Botryococcus*. Le problème de l'origine des bogheads est donc résolu dans le sens de la pensée de CH. E. BERTRAND et RENAULT.

C. — GENÈSE DES DÉPÔTS HOUILLERS

Les développements qui précèdent ont permis de comprendre la genèse des charbons en tant que matière combustible riche en carbone, mais il reste à examiner celle des dépôts de charbon. Ce problème a été âprement discuté. Le charbon s'est-il formé sur place,

par tourbage (formation autochtone), ou la matière première végétale a-t-elle été alluvionnée, déposée plus ou moins loin des forêts productrices (formation allochtone) ? Les récentes recherches de DUPARQUE apportent, encore ici, la solution.

La théorie de l'autochtonie a été émise par ALEXANDRE BRONGNIART, qui signala, dans les mines de Treuil, l'existence d'une véritable forêt fossilisée, mais c'est POTONIÉ qui en a été le champion et le théoricien.

D'après cette théorie, les dépôts de charbon se seraient constitués sur place par tourbification de la végétation palustre ou par putréfaction en boue (sapropèle) (1) en eau profonde, stagnante, peu aérée, d'une végétation aquatique avec débris animaux et végétaux. Suivant le processus de décomposition, le produit final aurait été différent : les houilles brillantes, selon POTONIÉ, seraient essentiellement ligneuses et dériveraient d'un tourbage, tandis que les houilles mates (2) seraient formées par décomposition en eau profonde ou sapropélienne.

L'existence de dépôts de charbon sur des forêts de souches (*murs* des mineurs), et celle de troncs ou de souches verticaux sur les toits des veines houillères, sont, en principe, en faveur de cette interprétation.

Les théories de l'allochtonie admettent la formation des dépôts par alluvionnement, après un transport plus ou moins prolongé.

Il est juste de rendre hommage à GRAND'EURY qui, dès 1881, a distingué des aires de formation (forêts et sols de forêts fossiles) et des aires de dépôts (régions lacustres des bassins houillers).

Dans la théorie dite des deltas, émise par FAYOL, les débris végétaux, mélangés avec des matières minérales, auraient été transportés par les cours d'eaux plus ou moins torrentiels qui les ont déversés dans les lacs où ils se seraient déposés par ordre de densité, phénomène qui se passe encore actuellement à l'entrée du Rhône dans le lac Léman et dans tous les deltas.

La conception de FAYOL suppose une flore houillère montagnarde ou franchement terrestre riche et luxuriante. Or, il ne paraît pas douteux que les végétaux anthracolithiques qui ont formé les dépôts de charbon aient été surtout des espèces palustres ou très hygrophiles. S'inspirant de ces observations, GRAND'EURY admettait que les dépôts s'effectuaient après transports plus ou moins lointains des débris d'une végétation palustre qui peuplait les rivages des lacs.

Certains savants ont exprimé l'opinion que les deux modes de formation de dépôts étaient possibles suivant les cas et parfois même dans un seul bassin (GRAND'EURY, GOSSELET, CORNET et autres).

(1) Pour la définition du terme sapropèle, voir p. 60.

(2) Pour la définition actuelle des houilles brillantes et mates, voir p. 24.

L'étude microscopique des charbons a permis à DUPARQUE d'affirmer que les dépôts houillers du Nord de la France et de la Belgique, et sans doute la plupart des gisements du monde, sont allochtones en ce sens que leurs débris végétaux ont été transportés par flottage vers des eaux calmes. Le classement très rigoureux, sur des aires de dépôts différentes, des débris végétaux, qui est à l'origine des grands types de combustibles paléozoïques, exclut le transport par des eaux rapides. Ces résultats remarquables ont confirmé, en les précisant, les vues de GRAND'EURY.

Si les couches étaient le résultat d'un tourbage sur place, on devrait trouver dans la houille un mélange de restes des divers organes des végétaux, racines, tiges, fragments d'écorce, organes reproducteurs. Or, les couches de charbon sont toujours constituées par une seule catégorie d'éléments ou, lorsqu'il y en a plusieurs, par des éléments de nature voisine (tissus incrustés) ou de même poids. On connaît des couches de charbon presque exclusivement formées de spores ou de cuticules, c'est-à-dire par des débris susceptibles d'avoir été transportés même par le vent (spores) avant leur immersion dans les eaux de la lagune houillère. Ces houilles de spores ne diffèrent des *cannel coals* (gayets) que par l'abondance des macrospores et l'état de conservation des débris végétaux. Or, l'origine allochtone des *cannel coals* est admise par les partisans de la théorie de l'autochtonie des dépôts houillers.

Le triage des éléments indique qu'il y a eu transport et non accumulation sur place. Le vent, mais surtout les eaux, en ont été les agents.

Les houilles à cutine, étant formées d'éléments les plus légers, se sont déposées le plus loin. Les fragments de tissus incrustés, étant plus lourds, ont été transportés moins loin.

Le morcellement en débris de petite taille était fait avant le dépôt, ce qui est clairement indiqué par la stratification indiscutable des houilles ligno-cellulosiques.

Il n'y a donc pas eu, comme on l'a cru, plusieurs phases dans la constitution des dépôts, phases qui auraient correspondu à des épisodes de la vie végétale : tous les types de dépôts houillers se sont formés simultanément dans le temps et dans l'espace en des points différents de la lagune houillère, par le jeu normal des lois de la sédimentation, tel que nous l'observons de nos jours.

De tous les charbons, les bogheads sont ceux qui sont le moins allochtones, en ce sens qu'étant constitués d'éléments planctoniques, ceux-ci occupaient les zones profondes et plus ou moins centrales des lagunes où les phénomènes d'alluvionnement devaient être amortis. La figure 8 schématise ces faits.

On rencontre cependant des dépôts formés de souches et d'arbres en place recouverts de houille.

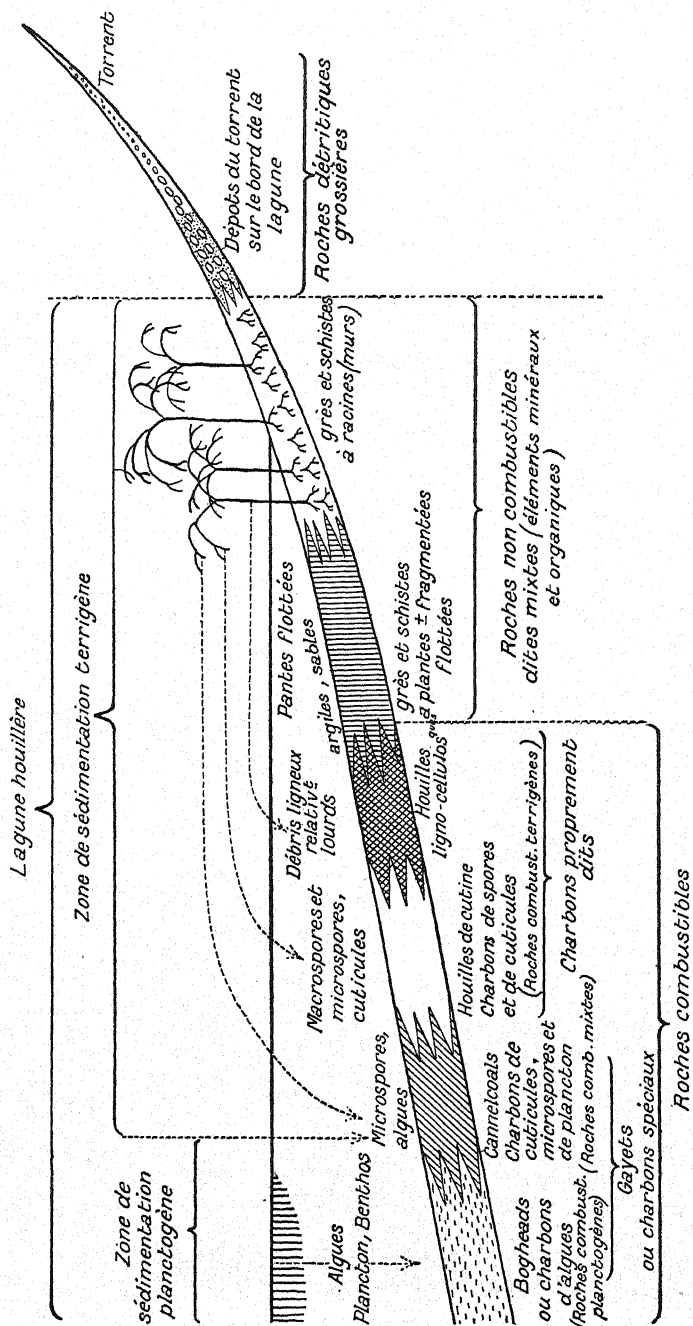
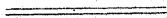


Fig. 8. — Schéma montrant la formation simultanée des divers types de sédiments houillers (d'après DUPARQUÉ, simplifié).

Cette observation indiquerait plutôt un dépôt autochtone.

Or, les analyses microscopiques de DUPARQUE ont montré — au moins pour la France — que le charbon qui recouvre les souches n'est pas autochtone, mais alluvionné à la suite de changements topographiques survenus au cours des temps dans la lagune.

Il ne faut pas oublier que les lagunes bouillères ont été soumises pendant leur existence à des transgressions et des régressions du fait d'affaissements ou d'exhaussements, ce qui a entraîné des changements dans la position des lignes de rivage, dans la circulation des eaux et, par conséquent, dans la distribution des dépôts. Le charbon recouvrant les troncs ou souches ne provient donc pas des débris de ces arbres, mais d'ailleurs. Ce sont ces mêmes vicissitudes des lagunes qui expliquent aussi l'existence de souches dans les *toits* des couches, comme si des strates de végétation s'y étaient succédé sur place, ainsi que cela se passe dans les tourbières, mais ces deux catégories de phénomènes ne sauraient être confondues.



III

REMARQUES SUR LA NOMENCLATURE DES FOSSILES

Les fossiles comme les êtres vivants ont reçu des noms, et on s'est beaucoup préoccupé d'établir une nomenclature correcte (THOMAS, HALLE, JONGMANS, GOTHAN, M^{me} G. DUBOIS-LADURANTIE et H. GAUSEN, etc.), mais le problème est plus difficile que pour les plantes vivantes.

Dans la Systématique des organismes vivants, le nom correspond, en principe, à une espèce définie ; il ne désigne, en Paléontologie, que le fossile, le plus souvent seulement un fragment d'un organisme. Il s'ensuit que des organes appartenant à une même espèce ont reçu, très souvent, des noms différents, jusqu'au jour où une découverte heureuse a permis de reconnaître les liens réels entre deux ou plusieurs fossiles connus (1).

Les exemples qu'on pourrait citer sont très nombreux. On connaît dans les dépôts primaires de nombreuses frondes de « Fougères » nommées *Lyginopteris*, *Sphenopteris*, etc., et des graines appelées *Lagenostoma*, des appareils sporifères appelés *Crossotheca*. Or, WILLIAMSON trouva un jour des frondes de *Sphenopteris Hæninghausi* attachées à des tiges de *Lyginopteris oldhamia*. OLIVER et SCOTT, JONGMANS, prouvèrent que les ovules de *Lagenostoma* appartiennent à *Lyginopteris*. En 1905, KIDSTON découvrit des *Crossotheca* attachés aux frondes de *Sph. Hæninghausi*. Ces divers noms désignaient donc les divers organismes d'un même genre, sinon de la même espèce. On a reconnu que les *Stigmaria* sont l'appareil souterrain de Sigillaires et de Lépidodendrons, etc. *Walchiotrobus*, *Walchianthus*, *Pollenites*,

(1) C'est BRONGNIART qui a proclamé la nécessité de créer des noms de genres et d'espèces même pour des fragments, vu l'impossibilité où l'on se trouve le plus souvent de les raccorder.

désignent des cônes femelles, des fleurs mâles et le pollen de *Lebachia* ou de genres de Conifères très voisins.

Même dans ces cas en apparence clairs, beaucoup de prudence est nécessaire. On a, par exemple, trouvé des grains de pollen d'*Antholithus Arberi* sur des ovules de *Gristhorpia Nathorsti*. On en a conclu que les deux fossiles représentent les pieds ♂ et ♀ d'une même espèce. Une telle déduction paraît, *a priori*, justifiée; mais l'observation des végétaux actuels prouve que l'on peut trouver des grains de pollen, même en train de germer, sur des ovules et stigmates étrangers. SAHNI a récemment signalé du pollen étranger dans les ovules de *Ginkgo*. FLORIN a montré que le pollen trouvé dans les ovules de *Stephanospermum caryoides* OLIVER n'appartient pas à cette espèce, mais à une Cordaïtale.

Ainsi, peu à peu, au hasard des découvertes, beaucoup d'erreurs d'attribution pourront être corrigées.

En attendant les découvertes qui permettront d'être fixé sur beaucoup d'espèces, on a décidé la distinction de *genres d'organes* ou de *genres de formes* (*Formgenus* des auteurs de langue allemande), qui groupent les fossiles épars représentant les mêmes organes, en attendant qu'il soit possible de les déterminer avec plus de précision.

Il est des cas cependant où l'incertitude ne cessera, sans doute, de régner. Les espèces hétéromorphes, dioïques, celles à phases séparées, dont nous avons de si beaux exemples chez les Algues actuelles, les espèces polymorphes, ne pourront être reconnues que très difficilement.

En paléontologie, plus que dans les autres disciplines des Sciences naturelles, les noms donnés aux choses masquent souvent notre ignorance. Il ne faut jamais l'oublier.

IV

APERÇU SUR LES GRANDS GROUPES SYSTÉMATIQUES DES VÉGÉTAUX

Nous indiquons ici les très grandes lignes de la classification des végétaux vivants et fossiles pour permettre au lecteur peu familier de la Systématique de se rendre compte de la place d'un groupe dans l'ensemble du monde végétal.

- I. THALLOPHYTES : Végétaux à corps végétatif non différencié en racines, tiges et feuilles, parfois très simples (unicellulaires). Jamais de vascularisation. Cryptogames.

Schizophytes : Bactéries. Cyanophycées ou Algues bleues.

Myxomycètes : organismes sans chlorophylle, formés d'une masse de protoplasme multinucléée et nue, sans membrane (plasmode).

Protophycées : Algues de position systématique incertaine, *toutes fossiles*.

Flagellés (incl. Dinoflagellés et excl. Chlamydomonadacées) : organismes unicellulaires à flagelles.

Diatomées : Algues à membrane formée de deux valves emboîtées et imprégnées de silice.

Conjuguées : Algues vertes unicellulaires ou filamenteuses sans zoospores.

Chlorophycées (incl. Chlamydomonadacées) : Algues vertes de formes très variées. Zoospores et gamètes généralement acrocontés (flagelles insérés à l'extrémité antérieure).

Phéophycées (Algues brunes : Ex. *Fucus* [Varech]) : zoospores et gamètes pleurocontés (flagelles insérés latéralement).

Rhodophycées (Algues rouges) : gamètes sans flagelles.

Champignons : Siphomycètes (Phycomycètes), à mycélium non cloisonné. Septomycètes, à mycélium cloisonné.

Ascomycètes : Protoascomycètes (asques isolés) et Euascomycètes (asques groupés en périthèces).

Basidiomycètes : Protobasidiomycètes (basides cloisonnées) et Autobasidiomycètes (basides non cloisonnées).

Lichens : Végétaux symbiotiques formés d'un Champignon et d'une Algue.

- II. CHAROPHYTES : *Chara*. Plantes haplontiques d'eau douce, à anthérozoïdes de Bryophytes; non vascularisées.

III. BRYOPHYTES : Plantes feuillées ou thalloïdes, sans racines; archégones typiques.

Hépatiques.

Mousses.

IV. CRYPTOGAMES VASCULAIRES :

Nématophytes : Cryptogames vasculaires thalloïdes fossiles (1).

Psilophytinées et *Psilotinées.*

Lycopodinéés.

Articulées.

Filicinées.

V. PRÉPHANÉROGAMES : Végétaux produisant des ovules, mais pas de graines.

Ptéridospermées et Caytoniales, *Corystospermacées*, *Peltaspermacées*,

Cordaïtales : groupes entièrement fossiles.

VI. PHANÉROGAMES :

Gymnospermes :

Cycadophytes : Cycadales (groupe encore en partie vivant); *Bennettitales* et *Nilssoniales* (groupes entièrement fossiles).

Ginkgoales : *Ginkgo biloba* (2).

Conifères.

Chlamydospermées : *Gnétales* et *Welwitschiales.*

Angiospermes :

Monocotylédones.

Dicotylédones.

(1) Selon KRAÜSEL, ce sont des Thallophytes.

(2) D'après de récentes recherches (FAVRE-DUCHARTRE), l'ovule de *Ginkgo biloba* offre les mêmes caractères que celui des Préphanérogames : cette espèce serait donc, dans le monde actuel, le dernier représentant de ce grand groupe (note ajoutée pendant l'impression).

LES ÉPOQUES, GÉOLOGIQUES ET LEURS PRINCIPAUX CARACTÈRES BOTANIKES

Nous donnons ici un aperçu sur les principales subdivisions chronologiques distinguées par les géologues, afin de permettre au lecteur de s'orienter dans la succession des époques et de se faire une idée sur l'âge relatif des végétaux dont il sera question dans les chapitres ultérieurs.

I. — ÈRE PRIMAIRE OU PALÉOZOÏQUE

a) *Période antécambrienne.* — Archéen et Huronien : Fossiles inconnus ou très douteux, en présence de matière charbonneuse (Finlande) et d'autres dépôts indiquant l'existence d'organismes: Algues (?).

Algonkien : Restes organiques certains : Radiolaires, Spongiaires. Le charbon algonkien de Finlande (*Shungite*) est certainement d'origine organique : il est comparable aux bogheads.

b) *Période cambrienne.* — Vie animale déjà très diversifiée. Algues et peut-être déjà (Cambrien supérieur de Suède) des plantes plus évoluées connues seulement par des restes de spores qu'il est impossible d'attribuer à des plantes déterminées.

Géorgien.

Acadien.

Potsdamien.

c) *Période silurienne.* — Les premiers végétaux vasculaires et terrestres non douteux (Psilophytinées, Lycopodinées) ont été trouvés dans le Silurien (Gothlandien d'Australie).

Ordovicien.
Gothlandien.

d) *Période dévonienne.* — Existence d'un monde végétal déjà très varié : Schizophytes, Algues, Champignons, Charophytes, avec une flore terrestre de végétaux vasculaires très nette : Psilophytinées, Filicinées primitives (Cladoxylacées), Lycopodinées, Articulées, Pteridospermées, Cordaïtales.

Dévonien inf.	{ Gédinnien. Coblentzien.	{ Flore de Psilophytinées et de Lycopodinées auxquelles s'ajoutent, au Dévonien moyen, les autres groupes reconnus au Dévonien.
Dévonien moyen.	{ Eifélien. Givétien.	
Dévonien sup.	{ Frasnien. Famennien.	{ Les Psilophytinées ont disparu, au moins en grande majorité.

e) *Période anthracolithique.* — Marquée par l'apparition de Fougères « modernes », de Ginkgoales, de Conifères et peut-être même de Cycadales (1). Existence de grands groupes de Fougères spécifiquement anthracolithiques, tels les Inversicaténales. Diminution (extinction ?) des Cordaïtales.

Carbonifère.	{ Dinantien = Kulm.	{ Anthracolithique inf.
	{ Moscovien = Westphalien.	
	{ Ouralien = Stéphanién.	
Permien.	{ Autunien = Artinskien.	{ Anthracolithique moyen.
	{ Saxonien.	
	{ Thuringien.	{ Anthracolithique sup.

Remarque. — Le Permien, pour les auteurs de langue allemande, s'appelle souvent *Dyas* et se décompose en *Dyas inférieur* ou *Rotliegendes*, correspondant sensiblement au Permien inférieur, et en *Dyas supérieur* ou *Zechstein*, équivalent, en gros, au Permien supérieur.

(1) Ces végétaux ne sont connus avec certitude que depuis le Trias.

II. — ÈRE SECONDAIRE OU MÉSOZOÏQUE

a) **Période triasique.** — Le Trias est caractérisé par la disparition de beaucoup de types paléozoïques : Calamites, Sphénophyllales, Lépidodendracées, Fougères - Phyllophorées, Cordaïtales et par le développement considérable de Fougères modernes, de Cycadales et de Conifères, etc. Les Bennettitaes apparaissent, ainsi que les Caytoniales. Les Ptéridospermées proprement dites déclinent beaucoup.

Trias inf. : *Grès bigarré* = Buntsandstein = Werfénien.

— moyen : *Muschelkalk*. { Virglorien.
Ladénien.

— sup. : *Keuper*. { Carnien.
Norien.

b) **Période jurassique.** — La flore triasique continue à se développer aussi bien dans le sens de la diversification de certains groupes que dans la réduction de quelques autres. A la fin du Jurassique, il n'y a presque plus de Ptéridospermées; les Bennettitaes sont à leur apogée, ainsi que les Conifères et Ginkgoales. Apparition des premières Angiospermes.

Lias (Jurassique inf.).	Lias inf.	Rhétien = Infralias. Hettangien.	
		Sinémurien.	{ Sinémurien s. str. Lotharingien.
	Lias sup.	Charmouthien.	{ Pliensbachien. Domérien.
		Toarcien. Aalénien.	
Oolithique s. l. (Jurassique moyen et sup.).	Jurassique moyen (vrai <i>Dogger</i>).	Bajocien.	
		Bathonien.	
		Callovien.	
		Oxfordien.	
	Jurassique sup. (<i>Malm</i>) (1).	Lusitanien.	{ Argovien. Séquanien : Rauracien (faciès coralligène).
		Kimeridgien.	
		Portlandien (faciès subcontinental à végétaux : Purbeckien ; faciès méditerranéen : Tithonique).	

(1) Certains auteurs mettent encore le Callovien et l'Oxfordien dans le *Malm*.

Le *Wealdien* est l'horizon de passage entre le Jurassique et le Crétacé.

c) *Période crétacée*. — Elle est marquée par la disparition des Bennettitales et des Caytoniales ; les dernières Ptéridospermées, au sens strict, atteignent à peine le Crétacé inférieur. Cycadales, Ginkgoales et Conifères déclinent, mais les Fougères modernes leptosporangées continuent leur développement, et les Angiospermes prennent la première place.

Crétacé inf.	{	Valanginien.	} Néocomien.
		Hauterivien.	
		Barrémien.	
		Aptien.	
		Albien = Gault.	
Crétacé sup.	{	Cénomarien.	} Sénomien.
		Turonien.	
		Coniacien.	
		Santonien.	
		Campanien.	
		Danien (Mæstrichtien inclus).	

Les faciès coralliens du Barrémien-Aptien constituent l'*Urgonien*.

III-IV. — ÈRES TERTIAIRES ET QUATERNAIRES OU CÉNOZOÏQUES

Caractérisées, dans le monde végétal, par le développement prépondérant des Angiospermes. La physionomie systématique actuelle de la flore est composée dès le début de l'ère.

TERTIAIRE :

NUMMULITIQUE.	Montien.	} Paléocène.	}	Eocène.	
	Thanétien.				
	Londinien (incl. Sparnacien).				
	Lutétien.	}			
	Bartonien.				
	Lattorfien.				
	Rupélien.	}	Oligocène.		
NÉOGÈNE.	Aquitanien.			}	}
	Burdigalien.				
	Vindobonien.				
	Sahélien (faciès continental-Pontien).	}	Miocène.		
	Plaisancien (faciès sableux-Astien).				
	Calabrien (faciès continental-Villafranchien).			}	

QUATERNAIRE : La question des subdivisions est encore discutée. Nous transcrivons ici celle de G. DENIZOT :

Quaternaire ancien.	Saintpriestien (du territoire français), avec <i>Elephas antiquus</i> évolué, à niveaux fluviatiles élevés ou affaissés suivant les cas. Premières glaciations faibles, si celles-ci ont vraiment eu lieu.	Cromérien (des régions du Nord) = Sicilien (faciès marin).
Quaternaire moyen.	Chelléen (du territoire français), avec faune chaude à <i>Elephas antiquus</i> ; époque des principaux tufs. Moustérien (du territoire français), avec faune froide à <i>Elephas primigenius</i> .	En France : Basses terrasses (5-30 m.) et grandes glaciations (Riss, Würm, etc.) = Tyrrhénien (faciès marin). Dans le Nord : 2 ^e grande glaciation et 3 ^e glaciation dite de la Vistule.
	Aurignacien.	Age du Renne.
Quaternaire supérieur ou récent (Holocène).	Magdalénien. Néolithique. Age du Bronze. Age du Fer, etc.	Flandrien (faciès marin).

VI

LES VÉGÉTAUX FOSSILES ET LEURS RAPPORTS AVEC LES FORMES VIVANTES

PLANTES NON VASCULAIRES

I. — THALLOPHYTES

A. — SCHIZOPHYTES

Ce groupe comprend les Bactéries et les Cyanophycées ou Algues bleues.

Remarques générales. — Etant donné la nécessité des Bactéries dans le cycle des matières, on peut supposer, *a priori*, que ces végétaux comptent parmi les plus anciens du monde. Il est très probable que les Bactéries ont été, avec les Cyanophycées, les premiers végétaux qui aient peuplé le globe. Il n'est pas possible de savoir lequel des deux groupes est le plus ancien, à cause des liens de parenté qui les unissent, de la rareté des fossiles et de leur mauvaise conservation, enfin, des difficultés de détermination.

Les faits que les Cyanophycées possèdent de la chlorophylle et un noyau rudimentaire, et que les Bactéries n'ont aucune organisation nucléaire au sens courant et que certaines sont autotrophes, quoique dépourvues de pigment vert, permettent de penser que les Bactéries dépourvues de chlorophylle sont plus anciennes. Par ailleurs, on doit retenir que la plupart des Bactéries sont des organismes hétérotrophes obligatoires, ce qui indiquerait que beaucoup d'entre elles sont phylétiquement dérivées.

Les Schizophytes ont joué un rôle dans la formation des roches. Les *stromatolithes* et *oncolithes* sont considérés comme masses précipitées par l'activité de Cyanophycées et de Bactéries (PIA). Parmi ces restes, on classe les « genres » *Cryptozoon* HALL, *Spongiostroma* GÜRICH, *Collenia* WALC., *Archaeozoon* MATTHEW, *Pycnostroma* GÜRICH, etc. On en trouve dans tous les dépôts, du Précambrien au Quaternaire.

BACTÉRIES

La preuve directe de l'existence des Bactéries dans les terrains les plus anciens n'a pas encore été donnée.

On a affirmé l'existence de Bactéries, dans les couches les plus anciennes. WALCOTT, GRUNER, ont décrit et figuré des Bactéries précambriennes du groupe des *Micrococcus* et des Bactéries filamenteuses ferrugineuses rappelant beaucoup les *Chlamydothrix* (1) actuels, et récemment CAYEUX a prouvé l'existence de Bactéries dans les couches les plus anciennes (Huronien).

Les observations que l'on peut faire encore aujourd'hui sur des dépôts fluides — demain roches solides — indiquent que certaines roches calcaires et dépôts anciens sont certainement d'origine biologique, bien qu'aucune trace de microorganismes n'y ait été constatée (2).

CAYEUX a montré que les dépôts d'hydroxyde de fer dans les roches précambriennes proviennent de l'activité de Bactéries ferrugineuses. Cependant il ne faut pas oublier que des dépôts de minerai de fer peuvent avoir une origine purement chimique.

Certains dépôts de phosphates sont d'origine bactérienne (*Micrococcus*).

C'est VAN TIEGHEM qui, en 1879, signala le premier les Bactéries fossiles en examinant des restes végétaux silicifiés du Carbonifère de Grand-Croix (Loire), mais c'est à B. RENAULT (1895) que nous devons l'étude la plus étendue de ces végétaux.

RENAULT a mis en évidence des Bactéries dans beaucoup de restes végétaux en décomposition, mais parfaitement fossilisés, ainsi que dans les coprolithes.

Il n'est pas certain que toutes les observations de RENAULT concernant les membranes, le protoplasme ou la germination des Bactéries, soient exactes, lorsqu'on se rappelle combien de telles précisions

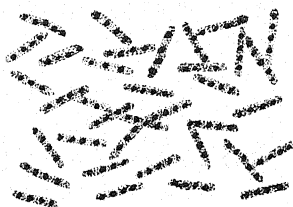
(1) Bactéries croissant en touffes de files de cellules non ramifiées et engainées.

(2) Dans les dépôts modernes ayant une origine identique, le microorganisme générateur est également absent.

sont parfois difficiles à donner pour les formes vivantes. Cependant, l'existence des Bactéries fossiles ne peut plus être niée.

RENAULT a constaté la grande fréquence de *Micrococcus*; la forme

FIG. 9.
Bacillus vorax REN.,
avec endospores
(d'après RENAULT).



bacille est plus rare. Ces Bactéries fossiles ont les formes et tailles des espèces actuelles et peuvent se grouper en chaînettes (Streptocoques), en filaments, en zooglées, ces dernières principalement dans les copro-

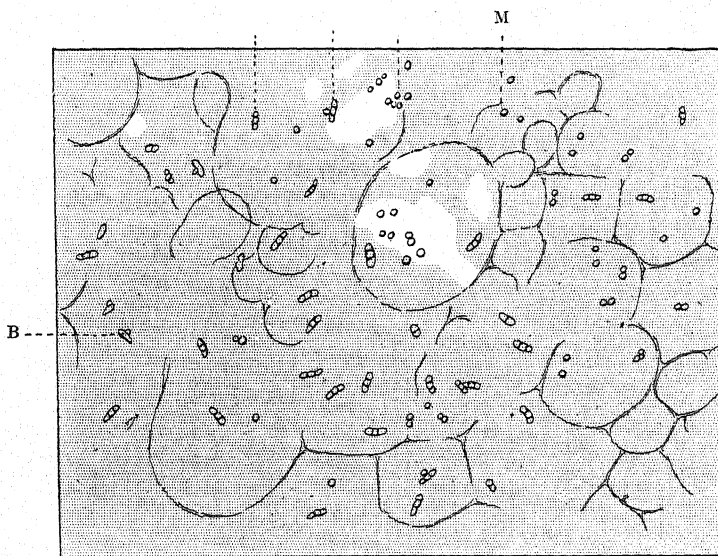


FIG. 10. — *Micrococcus Guignardi* REN. (M) et *Bacillus Tieghemi* REN., avec spores (B) dans une moelle en décomposition (d'après RENAULT).

lithes. Leur multiplication avait lieu par scissiparité. Certaines espèces sporulaient (*Bacillus vorax* REN.) (fig. 9, 10).

On connaît des Bactéries qui paraissent avoir présenté une spécialisation biologique, caractère si fréquent chez ces organismes. Ainsi les *Micrococcus Trigeri* REN. et *M. sarlatensis* REN. ont toujours été vus détruisant les vaisseaux (tissus sclérifiés), alors que *M. Guignardi* REN. (fig. 10), *M. hymenophagus* REN., *M. priscus* REN., s'attaquaient de préférence à la cellulose plus ou moins pure et *M. esnostensis* au liège des

Lépidodendrons. Les *Bacillus ozodeus* REN. et *B. Gramma* REN. n'ont été vus que dans les microsporangies de *Pecopteris* et d'*Asterotheca*; ils attaquaient d'abord les spores, puis la paroi interne des sporanges; le liège et les cuticules étaient le moins attaqués; l'analyse microscopique des houilles l'a confirmé.

A côté de ces Bactéries saprophytes ou parasites, on a reconnu des Bactéries ferrugineuses (*Gallionella* EHRENBG., cf. *Leptothrix* et *Crenothrix*), depuis le Silurien, des Bactéries sulfureuses dans le Permien. Le g. *Beggiatoa* TREV. a été signalé dans le Miocène.

On a même cru pouvoir reconnaître des Bactéries pathogènes, mais il est évident que ces affirmations sont sujettes à caution.

Il n'est pas possible d'identifier les Bactéries fossiles avec les espèces actuelles, la distinction de celles-ci reposant avant tout sur des caractères biologiques, tel le comportement au cours des cultures ou dans un organisme.

CYANOPHYCÉES OU ALGUES BLEUES

Les Cyanophycées ont joué un rôle important dans la sédimentation. Elles sont à l'origine d'immenses dépôts. Cette activité se manifeste encore de nos jours, surtout chez les espèces à thalle incrusté de calcaire. Elles remontent probablement au Précambrien.

Les groupes fossiles les plus importants sont encore représentés actuellement : Chroococcacées, Oscillatoriacées et Rivulariacées.

Chroococcacées. — Les Chroococcacées sont connues avec certitude depuis le Carbonifère inf. Le g. *Gloiaconis* REN., genre monospécifique fossile (*G. Borneti* REN. dans des coprolithes permien) ressemble aux *Glæocapsa* actuels.

Ce sont des Algues unicellulaires, gélatineuses, réunies par 2-4 en zoogléas globuleuses de 260 μ de diamètre environ. L'Algue isolée comprend un thalle unicellulaire, de 8-10 μ de diamètre, entouré de mucilage.

Subtetrapedia russiana REN., du Carb. inf., rappelle les *Tetrapedia* vivants.

Oscillatoriacées. — Les Oscillatoriacées sont connues depuis le Cambrien. Le g. *Spirulina* TURPIN, vivant, existait déjà à l'Eocène. Un groupe très voisin des *Schizothrix* est connu du Cambrien sous le nom de *Marpolia* WALC.

Selon PIA, le g. *Archaeothrix* KIDST. et LANG, du Dévonien, appartiendrait aussi aux Oscillatoriacées.

Mais le genre le plus important est le g. *Girvanella* NICH. et ETH. (1),

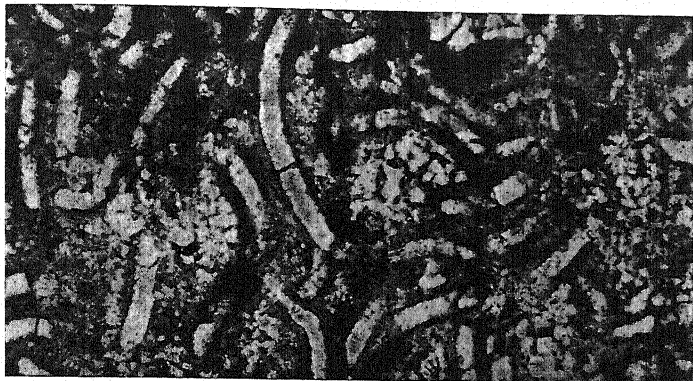


FIG. 11. — *Symploca jurassica* FRÉMY et DANGEARD (Lusitanien).
Filaments très grossis montrant des cloisons transversales très nettes.

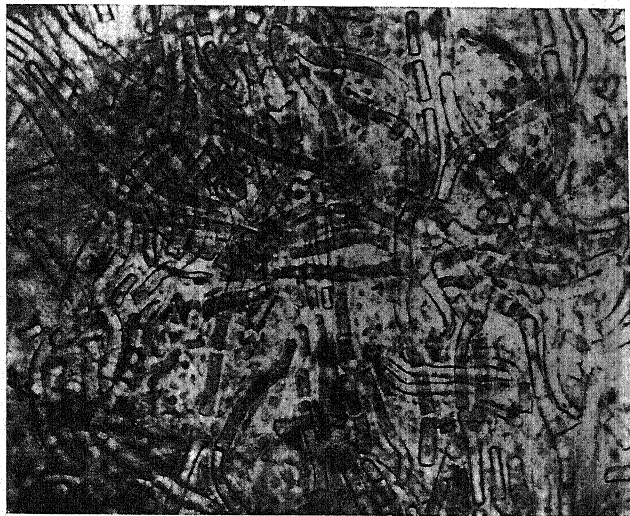


FIG. 12. — *Symploca hydnoïdes* KÜTZ., actuel (d'après FRÉMY et DANGEARD).

en raison de son importance paléontologique et des discussions dont il a été l'objet.

Les Girvanelles sont représentées par de nombreuses espèces, depuis le Cambrien inf. (*G. sinensis* YABE) jusqu'au Crétacé (*G. minima* ROM.).

(1) De Girvan (Ecosse), où elles ont été découvertes.

Pour ROTHPLETZ, les *Girvanella* sont des *Codium* (Chlorophycées) (1).

Pour PIA, ce sont des Cyanophycées filamenteuses.

Récemment P. FRÉMY et L. DANGEARD ont résolu le problème et montré que le g. *Girvanella* est synonyme de *Symploca*, en comparant attentivement *G. jurassica* FR. et DG. (fig. 11, 12) et *S. hydnoïdes* KÜTZ. (espèce marine cosmopolite). Les Girvanelles sont donc des Oscillaires.

Les Girvanelles sont des organismes en tubes sinueux très enchevêtrés, cloisonnés transversalement, de 6-8 μ de diamètre, noyés dans une matière finement granuleuse plus ou moins lamelleuse qui semble correspondre à un mucilage formant une sorte de gaine qui double presque le diamètre des filaments.

Le g. *Nostocites* MASLOFF est, selon PIA, probablement voisin des *Girvanella* (*Symploca*). On en connaît deux espèces du Carbonifère supérieur.

Rivulariacées. — Parmi les Rivulariacées, citons le g. *Ternithrix* REIS ; *T. compressa* REIS est miocène. Cette espèce a formé des bancs calcaires.

*
**

SCHIZOPHYTES MAL CONNUS

Les *Sphaerocodium* ROTHPL. (Silurien-Trias) représentent, selon PIA, des masses, plus ou moins cohérentes en faux tissus, de Girvanelles et d'autres Algues. Ce nom ne désignerait donc pas un genre véritable, au moins dans certains cas. *Sph. Zimmermanni* ROTHPL., par exemple, serait composé de deux espèces de Girvanelles. Il n'est pas cependant exclu que certains *Sphaerocodium* soient des Codiacées (p. 64).

Les *Epiphyton* BORNEM. (*E. grande*) sont des Algues à thalle filamenteux, en bouquet, rappelant les Rivulariacées. Le genre est cambrien; on en connaît plusieurs espèces.

Certains *Mitcheleania* WETH. (Codiacées) sont vraisemblablement des Cyanophycées (PIA ; p. 64).

B. — MYXOMYCÈTES

On ne sait presque rien du passé de ces organismes. Selon PIA, seul le fossile du Carbonifère appelé par RENAULT *Myxomycètes*

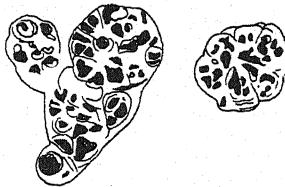
(1) Certaines Algues, classées jadis avec les Schizophytes, sont effectivement des Codiacées (p. 63-64).

Mangini mérite d'être mentionné comme représentant probablement un Myxomycète. Les autres restes, peu nombreux, attribués à ces végétaux sont douteux.

C. — PROTOPHYCÉES

LINDENBEIN a créé pour le g. *Glæocapsomorpha*, de l'Ordovicien, le groupe des Protophycées, lequel serait situé sur la limite des Cya-

FIG. 13.
Gloeocapsomorpha prisca ZAL.,
de l'Ordovicien
(× 720; d'après LINDENBEIN).



nophycées et des Rhodophycées. PIA a ajouté le g. *Cladiscothallus*.

G. prisca ZAL., de l'Ordovicien (fig. 13), type du groupe, ressemble aux *Glæocapsa* et *Botryococcus* actuels par le groupement de cellules

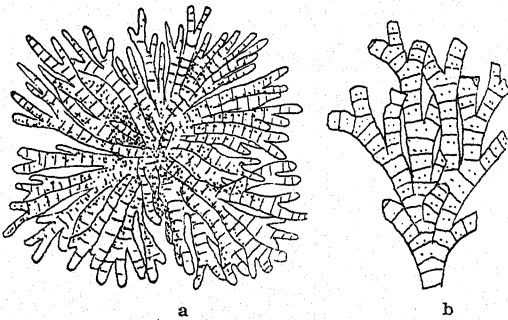


FIG. 14.
Cladiscothallus
Keppeni REN.,
du Carbonifère inférieur
(d'après RENAULT).
a : vue d'ensemble.
b : détail.

noyées dans un mucus zoné, mais les masses sont pleines, rayonnantes. Des thalles partiels se détachent à la périphérie et multiplient ainsi l'espèce.

Le g. *Cladiscothallus* REN. (Carbonifère) est représenté par *C. Keppeni* REN. (fig. 14).

C'est une Algue des bogheads russes, à thalles rayonnants, de 200-300 μ de diamètre, à rameaux plusieurs fois dichotomes formés de cellules cylindriques plus larges que hautes placées bout à bout, avec une surface ornée de très fines perforations régulièrement disposées par lesquelles les cellules communiquaient avec l'extérieur. Les cloisons cellulaires transversales ont

les mêmes perforations. Ces Algues se multipliaient probablement par fragmentation du thalle.

D. — FLAGELLÉS

Les Flagellés fossiles ont fait récemment l'objet de recherches importantes par DEFLANDRE.

Ce sont des organismes unicellulaires, sans sexualité connue, à cellules flagellées de structure plus ou moins complexe, typiquement pourvues de plastes chlorophylliens, contenant souvent des pigments surnuméraires bruns ou jaunes et n'élaborant pas d'amidon. D'après CHADEFAUD, certains de ces organismes (Chrysomonadées) peuvent être rattachés aux Diatomées ou aux Phéophycées, tandis que d'autres (Dinoflagellés ou Péridiniens) constitueraient, avec d'autres groupes vivants, une sous-classe spéciale (Pyrrhophycées).

Les Flagellés ont joué un rôle important dans la formation de certaines roches (marnes, calcaires). Les boues à globigérines en contiennent de grandes masses.

Les espèces fossiles connues appartiennent aux familles suivantes (d'après DEFLANDRE) (1) :

Chrysomonadées.
Silicoflagellés.
Coccolithophoridées.
Discoastéridées.
Ophiobolacées (Desmocontées).
Dinoflagellés (*s. str.*).
Hystrichosphæridées.
Ebriidées.

Les Flagellés vrais remontent peut-être jusqu'au Cambrien, mais on ne connaît bien que les formes qui ont vécu à partir du Jurassique (DEFLANDRE).

Chrysomonadées. — Les Chrysomonadées sont des Flagellés des eaux douces et marines de tout le globe, caractérisées par un ou deux flagelles, des chloroplastes jaunes d'or, bruns ou bruns verdâtres, la présence d'un produit spécial (leucosine) dans leur cellule et par un enkystement siliceux spécial. De nombreuses espèces vivent en colonies.

Parmi les *Chrysomonadées* fossiles, on a signalé le g. *Dinobryon*, genre planctonique surtout des eaux douces, actuel, et le g. *Mallomonas* (*M. Allorgei* DEFL.) découvert par DEFLANDRE dans les terres à Diatomées de Berlin (fig. 15).

(1) Nous excluons les Chlamydomonadacées que nous étudierons avec les Chlorophycées, en raison de leur sexualité et du fait qu'elles élaborent de l'amidon dans leurs chloroplastes, comme les végétaux supérieurs.

Les *Chrysostomacées* ont été trouvées depuis le Miocène. Elles sont peut-être plus anciennes. DEFLANDRE compte cinq genres : *Chrysostomum* CHODAT, *Clericia* FRENG., *Chrysastrella* CHODAT, *Outesia* FRENG. et *Carnegia* PABT (fig. 16).

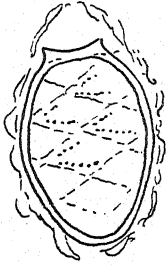
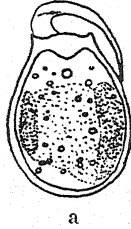


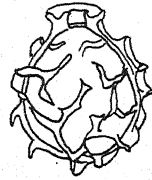
FIG. 15.



a



b



c

FIG. 16.

FIG. 15. — *Mallomonas Allorgei* DEFL. Cellule avec kyste et enveloppe écailleuse (d'après DEFLANDRE).

FIG. 16. — a : *Carnegia Frenguelli* (CLER.) DEFL. (*Chrysostomacée* actuelle), 10-15 μ . — b : la même espèce, fossile. — c : *Outesia membranosa* (FRENG.) DEFL., 15-16 μ (d'après DEFLANDRE et FRENGUELLI, pris dans DEFLANDRE).

Les *Archæomonadacées* sont représentées par sept genres, tous décrits par DEFLANDRE : *Archæomonas*, *Pararchæomonas*, *Archæosphæridium*, *Litharchæocystis*, *Litheusphærella*, *Amphilitropyxis*, *Lithuro-*

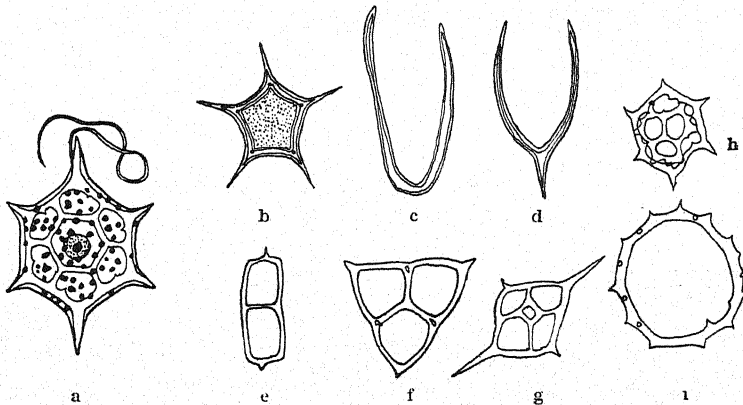


FIG. 17. — Silicoflagellés.

a : *Dictyocha speculum* EHR., actuelle (en noir, les chloroplastés). — b : *Vallacerta Hortoni* HANNA, 75 μ ; c : *Lyramula simplex* HANNA, 90-95 μ ; d : *Lyramula furcula* HANNA, 96-112 μ , du Crétacé supérieur (d'après DEFLANDRE). — e : *Dictyocha rectangularis* (SCHULZ. n.) DEFL.; f : *Dictyocha triacantha* EHR. var. *apiculata* LEMM., du Tertiaire (d'après DEFLANDRE). — g : *Dictyocha crux* EHR., du Tertiaire (d'après DEFLANDRE). — h : *Dictyocha speculum* EHR. (forme); i : *Dictyocha polyactis* EHR. (forme), du Tertiaire (d'après DEFLANDRE).

pyxis, trouvés dans des terres à Diatomées marines datant du Crétacé supérieur au Pliocène. Elles sont peut-être plus anciennes.

Silicoflagellés. — Les Silicoflagellés sont des Flagellés planctoniques cosmopolites exclusivement marins, caractérisés par un squelette siliceux probablement externe (HOVASSE), généralement tubulaire, rarement aplati, par un seul flagelle très long, un noyau à caryosome central et grains de chromatine périphériques, et de nombreux chloroplastes bruns verdâtres.

Toutes les formes actuelles sont connues à l'état fossile ; les plus anciennes remontent au Sénonien. DEFLANDRE reconnaît trois genres : *Dictyocha* EHR. (inclus *Mesocena* EHR., *Distephanus* STÖHR. *Cannopilus* HAECKEL), *Lyramula* HANNA et *Vallacerta* HANNA (fig. 17).

Coccolithophoridées. — Les Coccolithophoridées sont parmi les

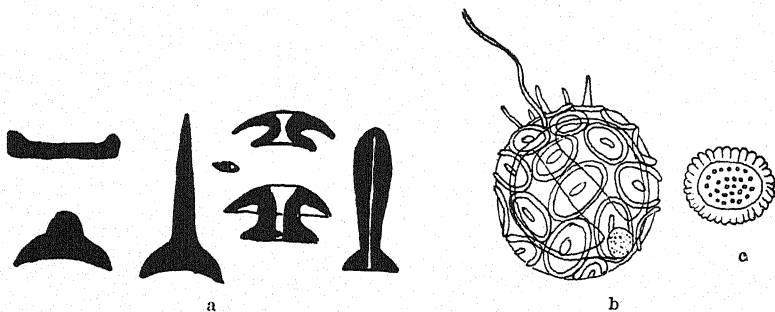


FIG. 18. — Flagellés : Coccolithophoridées.

a : Coccolithes non perforés et perforés (d'après DEFLANDRE).

b : Coccolithophoridée actuelle : *Syrocospaera pulchra*.

c : *Cribrosphaera Ehrenbergii* Arch. (Cénomanién).

rares Flagellés qui aient été signalés dans le paléozoïque (Cambrien), mais on sait peu de choses de ces formes anciennes. Elles abondent à partir du Crétacé.

Les Coccolithophoridées sont des Flagellés habitant surtout les mers, à revêtement calcaire formé de « coccolithes », corpuscules très petits et de contour régulier, pleins ou perforés, situés à la surface ou dans la substance d'une enveloppe le plus souvent gélifiée ou s'incrustant parfois de calcaire. Elles sont pourvues de deux flagelles et de deux chloroplastes d'un brun-jaune clair.

La Systématique des C. est basée sur la structure des « coccolithes ». On a reconnu trois familles à « coccolithes » disciformes non perforés, et deux familles à « coccolithes » tubuleux perforés (fig. 18).

Certaines C. tiennent une grande place dans des « boues » sédimen-

taires (Méditerranée). Elles ont joué un rôle important dans la genèse de certaines roches dites *terres* ou *roches à coccolithes*.

Les formes à coccolithes simples, disciformes, existent seules dans les couches anciennes. A partir du Crétacé apparaissent les formes à coccolithes tubuleux.

Discoastéridées. — Les Discoastéridées, très voisines des Coccolithophoridées (DEFLANDRE), ont la forme de minuscules étoiles ou disques de 10-35 μ de diamètre, probablement en aragonite, représentant, comme les coccolithes, des plaquettes de revêtement ou de soutien. On en distingue provisoirement trois « genres » en attendant que les porteurs de ces appareils soient connus : *Heliodiscoaster* TAN, en rosette de nombreux rayons ; *Discoaster* TAN, en rosette de peu de rayons ou en étoile ; *Hemidiscoaster* TAN, en étoile, mais à bras réunis trois par trois en formant un angle de 120° (fig. 19).

On connaît les Discoastéridées depuis le Crétacé. Elles font encore partie de certaines boues à globigérines actuelles de l'Atlantique.

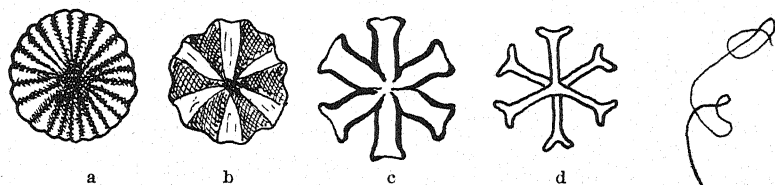


FIG. 19.

FIG. 19. — a : *Heliodiscoaster Ehrenbergii* TAN, 9-5 μ . — b, c : *Discoaster Brouweri* TAN, 9-14 μ , deux variétés. — d : *Hemidiscoaster Molengraaffi* TAN, 9-10 μ (pris dans DEFLANDRE).

FIG. 20. — *Ophiobolus lapidaris* d'un silex (d'après O. WETZEL, dans DEFLANDRE).



FIG. 20.

Ophiobolacées (Desmocontées). — Ces Flagellés sont nus, conservés à l'état de matière organique dans la silice de la craie. On n'en connaît que deux genres : *Ophiobolus* O. WETZEL (fig. 20) et *Dimastigobolus* DEFL., cellules ovoïdes pourvues d'un ou plusieurs longs flagelles parfaitement conservés. Le contenu cellulaire, malheureusement, est détruit, de sorte qu'il n'est pas possible de comparer ces formes avec des Flagellés vivants.

Les Ophiobolacées, à ce jour, ne sont connues qu'à l'état fossile dans le Crétacé.

Dinoflagellés (Péridiniens) et Hystrichosphæridées. — Ces Flagellés sont les plus répandus sur le globe et des constituants très importants du plancton.

Ils ont deux flagelles, l'un transversal, l'autre longitudinal, logés dans un sillon équatorial ou longitudinal plus ou moins développé. Le noyau est caractéristique (dinocaryon d'E. CHATTON). La paroi est cellulosique, souvent très développée, formant alors une carapace plus ou moins ornée d'expans-

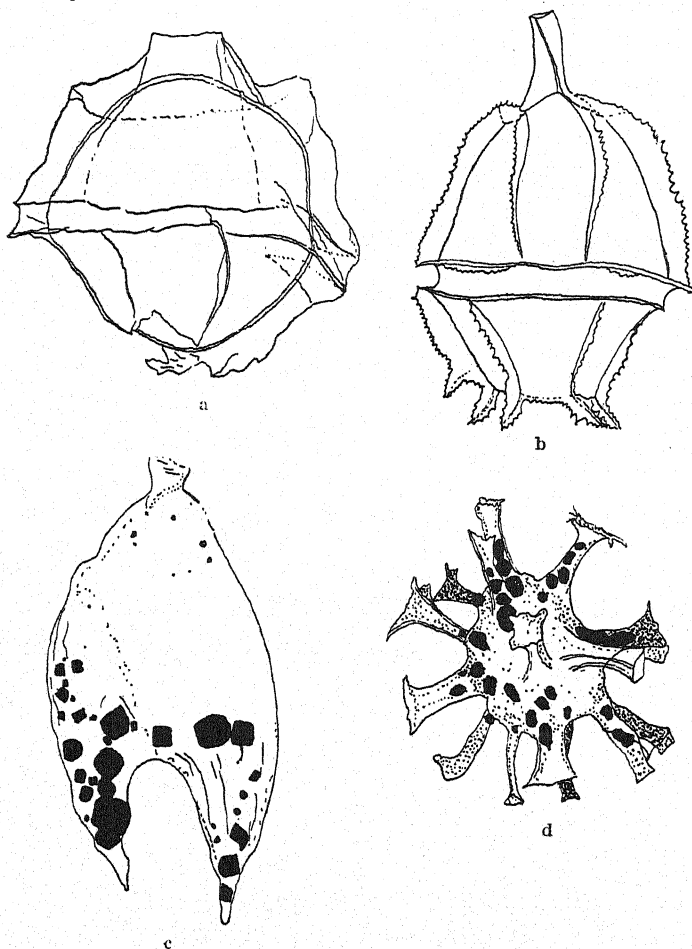


FIG. 21. — a : *Gymnodinium luridum* DEFL. ($\times 800$). — b : *Gonyaulax jurasica* DEFL. ($\times 800$). — c : *Nannoceratopsis pellucida* DEFL. ($\times 800$). — d : *Hystrichosphaeridium salpingophorum* DEFL. ($\times 450$). — Toutes ces espèces du Jurassique (d'après DEFLANDRE).

sions diverses, surtout chez les Hystrichosphæridées. Cette coque cellulosique est très souvent conservée et colorable dans la masse même des silex, comme une coupe microscopique d'un végétal vivant.

Les récents travaux de DEFLANDRE ont montré que les Dinoflagellés remontent jusqu'à la base du Jurassique moyen (*Gonyaulax clado-*

phora DEFL.), et ils sont peut-être plus anciens encore (Silurien); ils sont très abondants à partir du Crétacé.

DEFLANDRE a noté des formes à tabulation identique à celle des espèces actuelles, et des espèces qui paraissent spéciales au Jurassique.

Exemples de Dinoflagellés fossiles :

g. *Gymnodinium* STEIN, genre actuel qui a été suivi jusque dans l'Oxfordien (fig. 21, a).

g. *Gonyaulax* DIESING, genre actuel trouvé par DEFLANDRE dans l'Oxfordien. Les formes jurassiques de ce genre sont différentes, en général, des formes actuelles; elles ont, en particulier, une ornementation plus compliquée (fig. 21, b).

g. *Palaeoperidinium* DEFL. et *Peridinium* EHR.

Le premier de ces genres, selon DEFLANDRE, groupe des espèces qui seront peut-être dispersées un jour; il est, pour le moment, artificiel et groupe tous les Péridiniens dont la tabulation (disposition et nombre des plaquettes) est encore inconnue. Certains *Palaeoperidinium* ont déjà été reconnus comme étant des *Gonyaulax*; *P. bicuneatum* DEFL., de l'Oxfordien, est peut-être un *Amphidoma* (*A. acuminata* [STEIN] DEFL.).

Les Péridiniens actuels descendent des *Palaeoperidinium*. Le g. *Peridinium* EHR. ne daterait que de la fin du mésozoïque.

g. *Nannoceratopsis* DEFL., genre très particulier en forme de fourche noté dans l'Oxfordien (fig. 21, c).

Les Hystrichosphæridées ne sont pas toujours faciles à distinguer d'organismes ou d'organes ayant des formes identiques (œufs de Crustacés, Rotifères, zygospores d'Algues, etc.).

DEFLANDRE et WETZEL ont reconnu la présence d'H. dans les silex crétacés d'âge divers. Exemple : *Hystrichosphaera* O. WETZ., em. DEFL., et *Hystrichosphaeridium* DEFL. (fig. 20, d) de l'Oxfordien de Villers. Les H. semblent avoir joué un rôle important dans le plancton crétacé; ce rôle est bien moindre aujourd'hui. Récemment (1942), DEFLANDRE a trouvé des Hystrichosphaeridées dans le Silurien de la Montagne Noire.

Ebriidées. — Les Ebriidées sont des Flagellés marins à deux flagelles, hétérotrophes, sans chloroplastes, à squelette siliceux interne plein (non tubuleux) et très varié (forme de tabouret, de trépieds, de sablier, etc.) (fig. 22). A côté du squelette interne il y a, de plus, à certains stades, une coque (appelée *lorica*) faisant corps avec lui, mais qui n'a été vue que chez les Ebriidées fossiles.

Les Ebriidées fossiles sont les seuls Flagellés qui n'aient pas encore été trouvés dans les couches secondaires. Elles ont été rencontrées seulement dans des dépôts tertiaires.

Beaucoup de terres, d'origine marine, à Diatomées, contiennent des Ebriidées, mais celles-ci y sont rarement abondantes et ne semblent

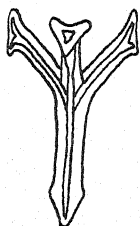


FIG. 22.
Squelette d'*Ebria*
(Ebriidée actuelle)
(d'après HOVASSE,
pris dans DEFLANDRE).

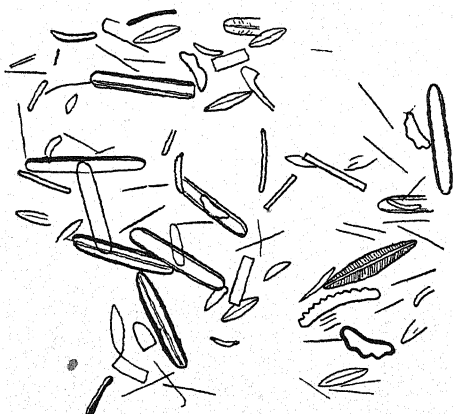
jamais avoir joué un rôle important dans la formation des sédiments siliceux, d'origine planctonique.

Exemples d'Ebriidées fossiles : *Hovassebria* DEFL. (Paléocène-Oligocène), *Ebriopsis* Hov. (Eocène-Pliocène), *Hermesinella* (Oligocène), *Hermesinum* (Miocène et actuelle)...

E. — DIATOMÉES

Les Diatomées fossiles forment des amas considérables et constituent de véritables roches exploitées pour leur qualité qu'elles tiennent

FIG. 23.
« Farine fossile »
de Degernas,
à Diatomées
(× 123; cl. LAUBY)



de leur richesse en Diatomées, ou en matières organiques. Ces dépôts sont connus sous les noms de *tripoli*, *farine minérale*, *farine fossile* ou *farine de montagnes*, *Randannite*, *Ceyssatite*, *terre d'Infusoires*, *diatomite*, etc.; les Allemands les appellent *Kieselguhr*, *Kieselmehl* ou

Tripel; les Anglo-Saxons, *soft-shale*, *polishing slate*, *earthy tripolite* (fig. 23).

Les nodules siliceux des phosphates Nord-Africains sont aussi dus à des Diatomées.

Le nom de *farine* provient de ce que certaines de ces roches sont si riches en matières organiques qu'il suffit d'ajouter un peu de farine de céréale pour en faire du pain. Les gisements norvégiens sont, à cet égard, bien connus. La farine fossile de Degernsdorf (Laponie suédoise) a acquis, pour cette raison, une triste célébrité pendant la famine de 1832.

On connaît de très nombreux gisements de terres à Diatomées dans un grand nombre de pays. Ceux du Hanovre et de Hesse sont célèbres pour leur qualité. En France, il en existe en Ardèche, en Auvergne (Ceyssat, Randanne), dans le Cantal (Auxillac), dans la Drôme.

Ces dépôts sont souvent énormes. Ceux d'Auxillac atteignent 20 m. d'épaisseur. En Virginie, la ville de Richmond repose sur une couche de Diatomées de 9 m.; dans le New-Jersey, le dépôt miocène à Diatomées d'Atlantic-City atteint 100 m. d'épaisseur.

Encore de nos jours, de tels dépôts se forment très rapidement : les guanos sont riches en Diatomées (*Actinocyclus* EHRB., *Actinoptychus* EHRB., *Coscinodiscus* (EHRB.) RATTR., car les oiseaux de mer, grands consommateurs de plancton, les absorbent avec leurs proies et les rejettent avec les excréments.

On a estimé par ailleurs que, dans certains ports, il se dépose, bon an mal an, 600 m³ de matière siliceuse, formée en majeure partie de Diatomées. Le fond du lac Léman est recouvert d'une couche brune formée principalement de Diatomées (FOREL).

On a identifié environ 190 genres de Diatomées. Environ 120 figurent dans la flore actuelle, parmi lesquels des genres anciens. Tous les genres de Diatomées fossiles du Crétacé supérieur sont encore, sans exception, représentés dans la flore actuelle avec tous les caractères qu'ils avaient au Crétacé.

La question de l'ancienneté des Diatomées, vivement discutée, a fait récemment encore l'objet de débats (1).

Les Diatomées ont été signalées dans les houilles carbonifères en 1874, par l'abbé FR. COMPTE CASTRACANE sous forme d'espèces encore vivantes, et retrouvées en 1928, par V. ZANON, dans différents niveaux à partir du Carbonifère (Permien, Trias). Ces découvertes ne furent jamais admises sans réserves. PIA pense que les Diatomées trouvées dans ces couches anciennes ne sont pas de la même époque que la roche et qu'elles y ont été entraînées par les eaux d'infiltration,

(1) *Congrès intern de la Statigr. carbonifère*, Heerlen, 1935 (C. R. publiés en 1938).

ou par des souillures accidentelles introduites au cours d'expériences.

Cependant, le fait que ces Diatomées présumées paléozoïques sont des espèces rares (*Cyclotella iris*, *Cocconeis helvetica*), la grande taille de certaines Diatomées telle *Cymbella aspera* (EHRB.) CLEVE, la forte cohésion observée entre les individus appartenant à plusieurs espèces, la grande compacité de certaines roches anciennes où ces Diatomées ont été trouvées, le fait, enfin, que l'existence d'autres protistes (Flagellés, Bactéries) a été prouvée dans des couches très anciennes et très profondes doit retenir notre attention. Nous pouvons donc penser que les Diatomées remontent également très loin dans le passé, mais la preuve irréfutable de l'existence de ces végétaux au paléozoïque est encore à faire.



FIG. 24.
Pyxidicula
bollensis
ROTHPL.,
du Trias sup.
($\times 500$; d'après
ROTHPLETZ).

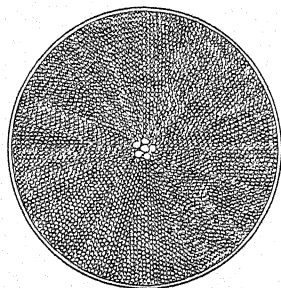
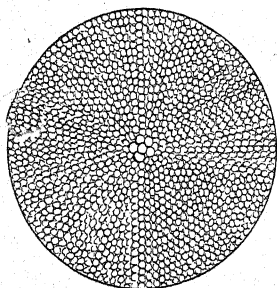


FIG. 25. — *Coscinodiscus* du sol d'origine marine
de Richmond (Etats-Unis).

La Diatomée la plus ancienne, certaine à ce jour, est *Pyxidicula* (*Stephanopyxis*) *bollensis* ROTHPL., du Lias. Le genre existe encore (fig. 24).

Le g. *Bactryllium* HEER, du Trias sup., a été rapproché des Diatomées en raison de sa forme bacillaire, mais ces affinités n'ont pas été confirmées.

Un autre genre très ancien, mais un peu plus récent cependant que le précédent (Crétacé inf.), est le g. *Coscinodiscus*, actuel aussi.

Mais les Diatomées sont surtout abondantes à partir du Crétacé sup.

Les genres les plus abondants dans le Crétacé supérieur sont : *Fragilaria* LYNGB., *Coscinodiscus* (fig. 25), *Triceratium* (EHRB.) DE TONI, *Amphitetras* EHRB. Les genres dominants dans des dépôts d'eau douce de France (Ceyssat, Randanne) et de l'Allemagne du Nord sont *Navicula* BORY, *Pinnularia* EHRB., *Epithemia* BREB. (formes allongées). Les formes discoïdes dominent dans les dépôts d'origine marine (Richmond, Virginie).

Les espèces de Diatomées encore vivantes étant sensibles à la salinité de l'eau, on peut, grâce à elles, préciser, en l'absence de tout autre fossile, les conditions dans lesquelles un dépôt s'est effectué.

F. — CONJUGUÉES

Les Conjuguées ne sont connues avec certitude que du Tertiaire (*Zygnemacées*). On a souvent signalé des Desmidiacées dès le primaire (Dévonien), mais ce problème n'est pas résolu.

On a décrit sous le nom de *Xanthidium* EHR. des restes qui représentent, peut-être, des zygosporos de Desmidiées, mais il se pourrait aussi qu'il s'agisse d'œufs d'animaux marins ; on les a trouvés dans différents niveaux à partir du Dévonien (1).

Parmi les Zygnemacées, le g. *Spirogyra* est connu depuis l'Eocène.

G. — CHLOROPHYCÉES

Les Chlorophycées représentent le groupe d'Algues fossiles le plus important. Beaucoup sont extrêmement anciennes. Les Codiacées et les Dasycladacées existaient déjà pendant l'Ordovicien.

Les familles de Chlorophycées dont on a reconnu des fossiles font toutes partie, même les plus anciennes, de la flore actuelle : Chlamydomonadacées, Phacotacées, Hydrodictyacées, Scenedesmacées (Cœlastracées de CHODAT), Botryococcacées, Codiacées, Caulerpacées et Dasycladacées.

Chlamydomonadacées. — Les fossiles des Chlamydomonadacées. Algues actuellement en majorité d'eau douce, sont très mal connus. *Glœocystis oxfordiensis* LIGNIER, du Jurassique, leur est souvent attribué, mais, selon DEFLANDRE, cette Algue serait une Tétraspore (Volvocale) et non une Chlamydomonadacée. Elle rappelle *Gloioconis Bourneti* (p. 46), mais forme des tétrades très nettes.

Phacotacées. — Parmi les Phacotacées, qui diffèrent des Chlamydomonadacées par une paroi bivalve, on a reconnu le g. *Phacotus*, qui vit encore. On l'a trouvé dans le Miocène et dans différents niveaux plus récents.

Hydrodictyacées et Scenedesmacées. — Nous ne savons presque rien des Hydrodictyacées et Scenedesmacées (Cœlastracées) fossiles.

(1) Rappelons que les Hystrichosphæridées ont aussi des formes de *Xanthidium* et peuvent être confondues avec elles (p. 55).

Parmi les premières, on a identifié, dans l'Eocène, le g. *Pediastrum* MEYEN, algue coloniale actuelle. Les deux genres de Scenedesmacées sont encore d'attribution très douteuse : *Thylax* et *Lageniastrum*.

Le g. *Thylax* (*Th. britannicus* REN.), du Carbonifère, fait partie des Algues de bogheads anglais. Il est peut-être une Botryococcacée.

C'est une Algue globuleuse formée d'une seule rangée de cellules limitant une cavité volumineuse, qui paraît communiquer avec l'extérieur, ce qui rappelle les *Cælastrum*. C'est peut-être une Tétrasporecée (Volvocales) ou une Botryococcacée (fig. 26).

Lageniastrum REN. (une espèce, *L. macrosporæ* REN.), n'a été vu jusqu'à ce jour que dans les macrospores de Lépidodendrons du Carbonifère inf. qu'il semble parasiter.

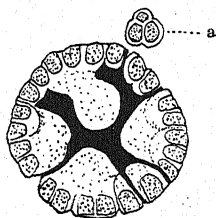


FIG. 26.

FIG. 26. — *Thylax britannicus* REN., du Carbonifère (bogheads Armadale).

En noir, la cavité centrale; les membranes internes sont fortement gélifiées.
a : jeune thalle (d'après RENAULT).

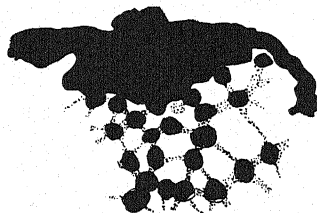


FIG. 27.

FIG. 27. — Portion de colonie de *Lageniastrum macrosporæ* dans une macrospore de *Lepidodendron* (d'après RENAULT).

C'est une Algue coloniale qui rappelle certains *Cælastrum* actuels ; ses éléments tapissent l'intérieur d'une sorte d'utricule. A maturité, ces colonies se dissocient en filaments portant, sur les nœuds des mailles, les petits thalles, lesquels sont, à la fin, libérés complètement et ensèmentent d'autres macrospores, où une nouvelle colonie se constitue (fig. 27).

Botryococcacées. — Les B. ont joué et jouent encore un rôle très important dans la nature. Les Algues qui ont formé les bogheads appartiennent en majeure partie à cette famille ; encore aujourd'hui ces végétaux accumulent des masses énormes de boues sapropéliques (1) qui sont à l'origine des charbons d'Algues (voir p. 28). Elles remontent au Carbonifère inf.

On a reconnu trois genres : *Pila* BERTR. et REN., *Reinschia* BERTR. et

(1) POTONIÉ a désigné sous le nom de *sapropels* ou *sapropèles* des gelées ou boues organiques formées par l'accumulation de restes d'organismes vivants, qui se déposent au fond de certains lacs. On donne, par extension, le nom de formations sapropéliques aux sédiments marins lacustres ou lagunaires riches en matières organiques.

RÉN. et *Botryococcus* Kütz., très proches parents, auxquels il faut peut-être ajouter le g. *Thylax* (p. 60).

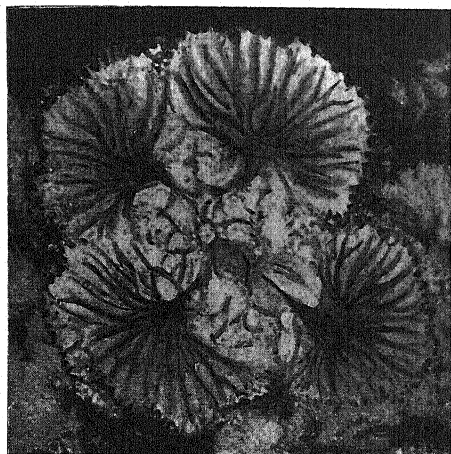


FIG. 28.

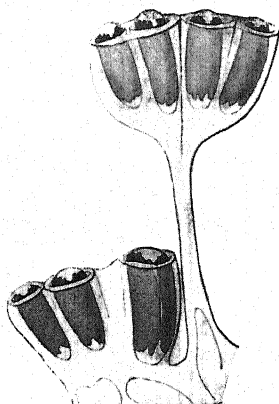


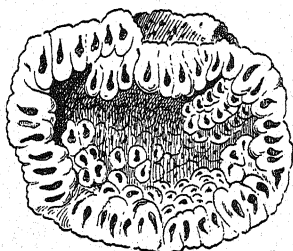
FIG. 29.

FIG. 28. — Une colonie de *Pila* dans le boghead ($\times 200$; d'après P. BERTRAND).

FIG. 29. — Début d'une colonie de *Pila*; 4 jeunes cellules issues d'une vieille colonie ($\times 175$; d'après P. BERTRAND).

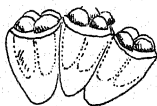
Les *Pila* et *Reinschia* (pp. 28-29) sont les principales Algues des bogheads.

Elles forment des colonies microscopiques en forme de choux-fleurs



a

FIG. 30.



b

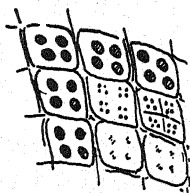


FIG. 31.

FIG. 30. — *Reinschia australis* BERTR. et RENAULT (tiré de FLAHAULT).

a : colonie entière. — b : fragment d'une colonie (d'après P. BERTRAND).

FIG. 31. — Section tangentielle à travers une colonie de *Reinschia australis*, montrant la multiplication (d'après P. BERTRAND).

ou de sphères creuses (fig. 28, 30). Les fig. 29 et 31 montrent la multiplication.

BERTRAND et RENAULT ont décrit plusieurs espèces de *Pila* (*P. Kar-*

pinskyi REN., du Carbonifère inf.; *P. Kentuckyana* REN., du Carb. sup.;

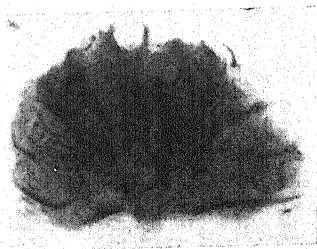
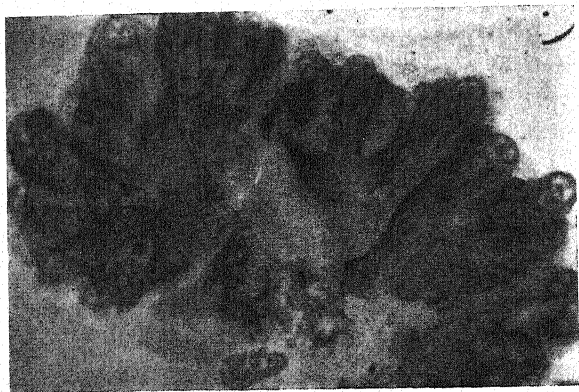


FIG. 32.
Botryococcus Braunii
(d'après FRÉMY
et L. DANGEARD)
(comparer
avec le schéma fig. 33
et la fig. 28).



P. bibractensis BERTR., et REN., du Permien, etc.); mais on ne connaît qu'une espèce de *Reinschia* (*R. australis*) BERTR. et REN., du Permien.

FIG. 33.
Botryococcus Braunii;
formation
d'une colonie,
coupes verticales
(comparer
avec les fig. 32
et 28-29)
(d'après FRÉMY
et DANGEARD).



Botryococcus Braunii Kütz., espèce actuelle, a été trouvé dans les argiles tertiaires de Thuit-Hébert. L'espèce fossile avait d'abord été nommée *B. elegans* par L. DANGEARD, mais une comparaison attentive

des Algues fossiles et vivantes a montré l'identité des deux espèces (fig. 32, 33).

Or, *B. Braunii* Kütz. forme des colonies semblables à celles des *Pila* et *Reinschia*, et se multiplie comme ces genres.

Chaque colonie est formée par un nombre plus ou moins grand de cellules disposées radialement à la périphérie d'une masse mucilagineuse, et généralement plongées dans des cupules qui les entourent de toutes parts, sauf parfois dans leur partie apicale.

Les cellules, vues de profil, sont plus ou moins piriformes; vues de face, elles sont rondes. Dans chaque cellule, il y a un chloroplaste avec de l'amidon et un noyau. La multiplication se fait par démemberment des colonies devenues trop grandes. L'espèce est très polymorphe.

La comparaison des figures 28 à 33 est très suggestive.

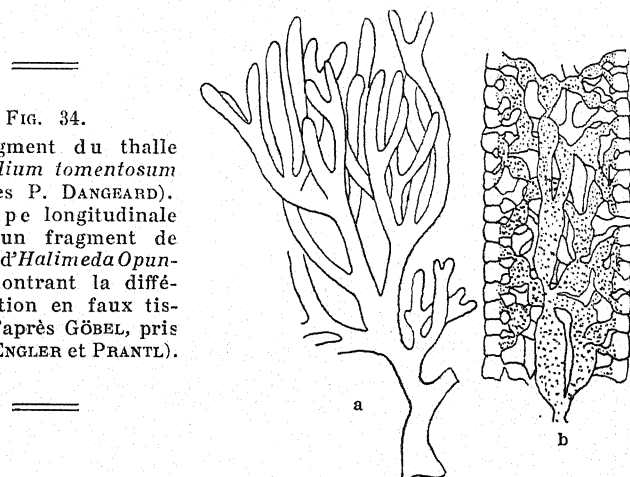


FIG. 34.

a : fragment du thalle de *Codium tomentosum* (d'après P. DANGEARD).

b : coupe longitudinale dans un fragment de thalle d'*Halimeda Opuntia*, montrant la différenciation en faux tissus (d'après GÖBEL, pris dans ENGLER et PRANTL).

Le genre *B.* établit le pont entre l'espèce actuelle et les *Pila* et *Reinschia* paléozoïques; toutes ces formes sont proches parentes et pourraient être réunies dans un seul genre. Les *Reinschia* n'existent que dans certains gisements australiens.

Codiacées. — Les Codiacées sont des Algues-Chlorophycées-Siphonées à thalle non cloisonné, abondamment ramifié, formé de siphons plus ou moins anastomosés et le plus souvent densément intriqués au point de former des faux tissus, plus ou moins différenciés en régions corticale et médullaire (fig. 34), souvent pourvus de rhizoïdes. Les parties externes sont fréquemment incrustées de calcaire. Il y a une reproduction sexuée, au moins chez *Codium*.

Ces Algues, au nombre de 70 espèces environ, habitent actuellement les mers des régions intertropicales et tempérées chaudes du globe.

C. tomentosum et *C. elongatum* sont diplontiques, comme les Fucales.

Les Codiacées datent de l'Ordovicien; elles n'ont pas encore été découvertes dans le Dévonien.

Un certain nombre de *C.* anciennes (Mitcheldéaniées) ont été longtemps confondues avec des Schizophytes (Cyanophycées), parce que les genres paléozoïques entrent difficilement dans les groupes systématiques des *C.* vivantes.

La structure des *C.* fossiles est, dans l'ensemble, plus simple que celle des espèces vivantes.

L'isolement systématique relatif de certains genres anciens a déterminé PIA à créer la sous-famille des Mitcheldéaniées, qui comprend les genres *Mitcheldeania* WETH., *Ortonella* GARW. (1), *Hedströmia* ROTHPL. et quelques autres encore mal définis, tels *Polymorphocodium* DERVILLE. Certains *Sphaerocodium* (p. 48) sont peut-être aussi des Codiacées.

Les Mitcheldéaniées forment des masses tuberculeuses de tubes rayonnants non cloisonnés, se divisant souvent à la même hauteur par dichotomie. Le type de ramification sert à distinguer les genres. On ne connaît pas les appareils reproducteurs.

Les *Mitcheldeania* WETH. (Carbonifère-Lias) sont des Algues calcaires dont tous les siphons ont le même diamètre. La ramification a lieu le plus souvent de telle façon que l'une des branches conserve la direction primitive, l'autre fait un coude de 90°, puis se redresse immédiatement.

Les *Hedstræmia* ROTHPL. (Silurien) sont des Algues à ramifications dichotomes ou en bouquets; les rameaux forment entre eux un angle très aigu. Ceux-ci sont, au moins à la base, plus fins que la branche dont ils naissent, puis ils reprennent généralement leur diamètre originel.

Les *Ortonella* GARW. ont des siphons iso-diamétriques, à ramification typiquement dichotome formant une sorte de faux tissu lâche. On en connaît plusieurs espèces au Carbonifère.

Les autres Codiacées paléozoïques rappellent des formes encore existantes.

Le g. *Palaeoporella* STOLLEY (*P. variabilis* STOLL., du Silurien inf.), avec un thalle articulé, est constitué par des siphons élancés, irrégulièrement ramifiés, dont les extrémités forment par leur contact une sorte d'écorce très fine semblable au dispositif représenté fig. 34. C'est une Algue qui a été comparée à *Bornetella* (Dasycladacée), mais c'est une Codiacée.

Dismorphosiphon HÆG., Codiacées ordoviciennes ressemblant à *Halimeda*, se distinguent par le dimorphisme de leurs siphons, les centraux étant gros, les périphériques plus fins.

Le g. *Halimeda* LAMOUROUX (10 esp., une en Méditerranée) désigne des Codiacées incrustées de calcaire, vivant encore aujourd'hui dans les mers chaudes où elles sont un élément actif dans l'édification des récifs calcaires. Il est apparu au Crétacé sup. (Danien). Dans l'Eocène : *H. Saportae* FUCHS ; dans l'Oligocène : *H. praeopuntia* MORELLET ; dans le Miocène : *H. Opuntia* (L.) LAM., espèce qui vit encore. La fossilisation de ces espèces fortement incrustées de calcaire continue de nos jours, sous nos yeux, ainsi qu'on peut s'en rendre compte par l'examen des récifs.

Les *Halimeda* (fig. 35) ont un thalle ramifié par dichotomie, articulé, formé de membres aplatés, cordiformes, réniformes ou arrondis. Ces membres sont édifiés par un tissu pseudo-parenchymateux dans lequel on peut distinguer des régions médullaire et corticale.

(1) *O.* est peut-être une Vauchériée (PIA).

Le g. *Boueina* TOULA est voisin d'*Halimeda*. Ce genre n'était pas ramifié. Il est crétacé, mais des formes très voisines ont été trouvées dans le Permien, de sorte qu'on peut se demander si ce genre n'est pas plus ancien.

Sous le nom d'*Ovulites* LAMK., on a décrit des corps creux de formes diverses (fig. 36). MUNIER-CHALMAS a identifié ces fossiles avec le g. *Penicillus* LAMK. (1), genre de Codiacées tropicales et méditerranéennes.

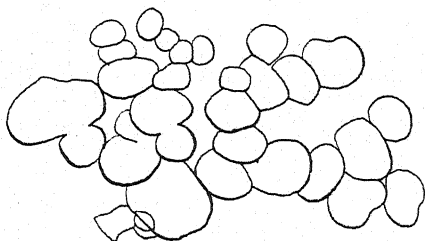


FIG. 35.

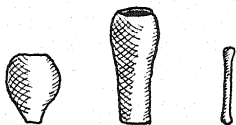


FIG. 36.

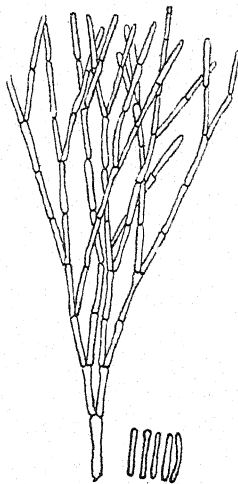


FIG. 37.

FIG. 35. — *Halimeda Tuna* (ELL. et SOL.) LAMK. (d'après P. DANGEARD).

FIG. 36. — Articles de diverses espèces de *Penicillus* (*Ovulites*).

FIG. 37. — *Penicillus* (*Coralliodendron*) *elongatus* MUN.-CHALM., et articles (*Ovulites*) séparés (d'après M.-CH.), de l'Eocène moyen.

néennes, à thalle articulé, calcaire (fig. 37). Les *Ovulites* représentent des articles du thalle fortement incrusté de calcaire. On les connaît depuis l'Eocène.

Le g. *Avrainvilleopsis* FORTI a la forme d'un éventail pédonculé. Il date du début du Paléocène.

Le g. *Microcodium* GLÜCK (*M. elegans* GLÜCK) est miocène. C'est une Algue sphérique, lobée, à grandes cellules cunéiformes, rayonnant autour d'un centre, et dont on ignore la structure exacte. Il n'est pas certain que cette Algue soit une Codiacée.

Caulerpacées. — Les Caulerpacées sont des Chlorophycées siphonnées à corps végétatif différencié en rhizoïdes, rhizomes et organes rappelant tiges et feuilles aériennes. La famille ne comprend

(1) Incl. *Coralliodendron* KÜTZ. — MORELLET considère le genre O. comme type d'une famille indépendante.

qu'un seul genre, le g. *Caulerpa* LAMK., représenté par de nombreuses espèces dans les mers chaudes et tièdes. Dans la Méditerranée croît *C. prolifera* (FORSK.) LAMK.

MURRAY a signalé, en 1892, un *Caulerpa* dans le Jurassique sup. d'Angleterre. On en connaîtrait aussi plusieurs espèces dans l'Eocène. Ces données n'ont pas été confirmées.

Dasycladacées (Siphonées verticillées)

GÉNÉRALITÉS ET VUE D'ENSEMBLE SUR LES DASYCLADACÉES CONNUES

Ces Algues appartiennent à l'ordre des Siphonocladales; leurs restes ont été souvent confondus avec ceux d'animaux jusqu'au jour où MUNIER-CHALMAS en a montré la véritable nature (1877). On croyait alors que ces Algues n'existaient qu'à partir du Tertiaire. Aujourd'hui les Siphonées verticillées sont le groupe d'Algues fossiles le mieux connu et un des plus anciens, puisqu'on a pu le suivre jusqu'au Silurien inf.

Le thalle des D. (fig. 38) est formé d'une sorte de tronc siphonné non cloisonné, fixé par des rhizoïdes et portant des rameaux simples ou composés à accroissement limité, verticillés dans les formes récentes, sans ordre apparent dans les genres anciens. Les rameaux fertiles différencient tantôt directement des gamètes, tantôt d'abord des aplano-spores qui donnent ultérieurement naissance à des gamètes; il n'y a pas de zoospores. Les genres anciens étaient probablement « endosporés » à spores (aplanospores) situées dans le grand siphon axial (fig. 47).

Le thalle est habituellement fortement incrusté de calcaire.

Les D. sont connues depuis l'Ordovicien; on les a trouvées dans tous les étages, sauf dans le Dévonien et le Carbonifère inf., où, cependant, leur présence ne peut être mise en doute.

Nous suivrons dans leur étude la classification de PIA.

Tribus	Genres (1)	Période de vie	Caractères généraux de la tribu
1. DASYPORELLÉES (surtout du paléozoïque inf. plus rare au paléoz. sup.)	<i>Rhabdoporella</i>		Siphon du tronc simple ou bifurqué (<i>Vermiporella</i>). Rameaux toujours insérés sans ordre, simples, rarement dichotomes (<i>Anthracoporella</i>), peuserés, dépassant peu la gaine calcaire. Celle-ci n'est jamais articulée. Sporanges (?).
	STOLLEY (fig. 41, a').	Sil. inf. et sup.	
	<i>Vermiporella</i>		
	STOLLEY	Ordovic.- Permien.	
	<i>Dasyporella</i>		
	STOLLEY <i>Anthracoporella</i>	Ordovic.	
	PIA (une espèce). (fig. 43, b, c.).	Carbon. sup.- Perm. inf.	

(1) Cette liste ne comprend que les Dasycladacées de position systématique bien établie. Les quelques genres à affinités mal connues (ex. *Griphoporella*, du Trias à l'Eocène) n'ont pas été retenus.

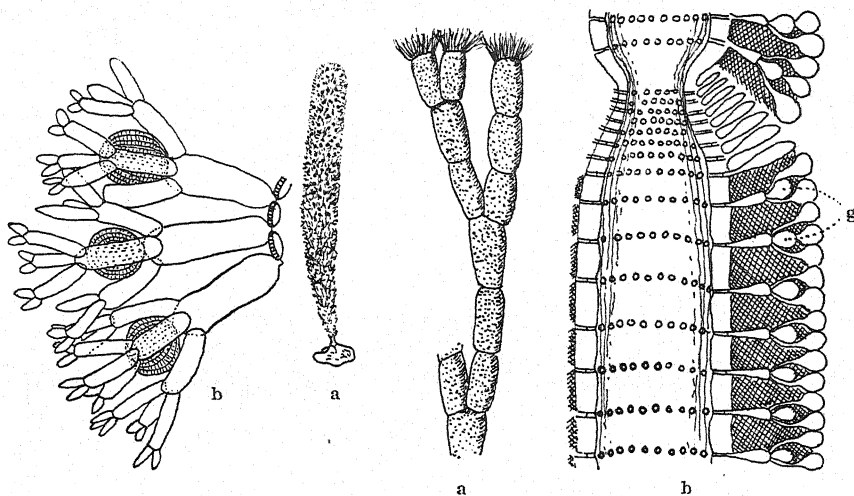


FIG. 38.

FIG. 38 bis.

FIG. 38. — *Dasycladus clavaeformis* (ROTH.) Ag., espèce actuelle (pris dans ENGLER et PRANTL).

a : un individu fertile (grandeur naturelle). — b : montrant l'organisation d'un verticille (incomplètement représenté) avec les gamétanges.

FIG. 38 bis. — *Cymopolia barbata* (L.) HARV.

a : aspect d'un rameau (faiblement grossi). — b : coupe montrant l'organisation de l'algue avec sa carapace calcaire (pris dans ENGLER et PRANTL). — g : gamétanges.

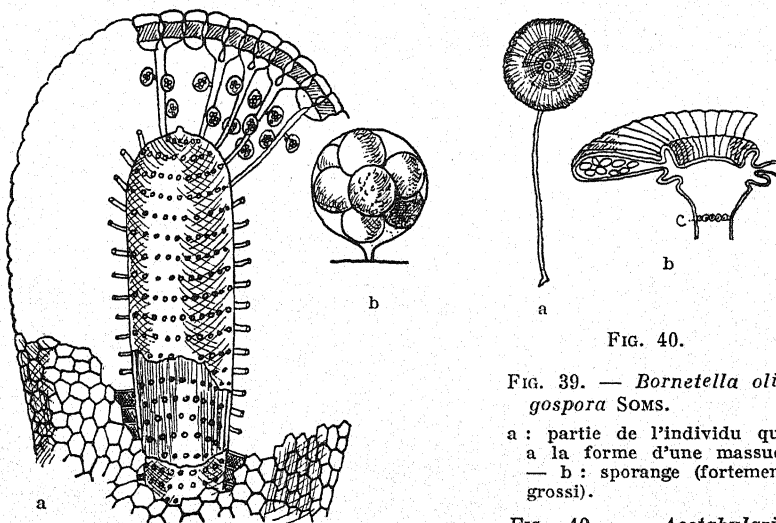


FIG. 39.

FIG. 40.

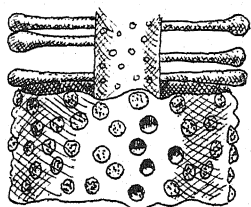
FIG. 39. — *Bornetella oligospora* SOMS.

a : partie de l'individu qui a la forme d'une massue. — b : sporange (fortement grossi).

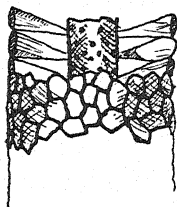
FIG. 40. — *Acetabularia mediterranea* LAMX.

a : une plante (grandeur naturelle). — b : coupe à travers le disque. — c : cicatrices « foliaires ».

Tribus	Genres	Période de vie	Caractères généraux de la tribu
2. CYCLOCRINÉES (exclusivement paléozoïques).	<i>Cælosphaeridium</i>		Thalle sphérique ou ovale, parfois articulé (<i>Mizzia</i>). Rameaux in- sérés sans ordre, à extrémités dilatées et se touchant en consti- tuant une carapace, sorte d'écorce. Spo- ranges (?).
	RÆM.....	Ordovic.	
	<i>Mizzia</i> SCHUBERT.	Perm.	
	<i>Cyclocrinus</i>		
	EICHW (fig. 42).	Ordovic. sup.	
	<i>Mastopora</i> EICHW.	Ordovic.	
3. PRIMOCORALLINÉES (exclusivement paléozoïques).	<i>Apidium</i> STOLLEY.	Ordovic.	Thalle allongé à rameaux non verticillés, plu- sieurs fois ramifié, articulé. Sporangies (?).
	<i>Epimastopora</i>		
	PIA (une espèce).	Perm. inf.	
4. TEUTOPORELLÉES (exclusivement du Trias moyen).	<i>Primocorallina</i>		Thalle à rameaux très nombreux et très fins verticillés ou non, Spores probablement dans le tronc.
	WHITE (fig. 43, a).	Ordovic.	
	<i>Callithamnopsis</i>		
5. DIPLOPORÉES (Trias moyen à l'Eocène).	WHITE.....	Ordovic.	Tronc et rameaux non ramifiés, verticillés ou non ou en bou- quets de 3-6 rameaux. Forme générale cylin- drique ou en massue. Les spores se for- maient dans le tronc ou dans les rameaux. Rameaux parfois dif- férenciés en rameaux stériles et fertiles.
	<i>Macroporella</i> PIA.	Perm.-Trias	
	(fig. 41, b).	moyen, sup. et Malm.	
	<i>Stichoporella</i> PIA		
	(une espèce)...	Dogger.	
	<i>Thaumatoporella</i>		
	PIA (une espèce).	Crét. sup.	
	<i>Gyroporella</i>		
	GÜMBEL (fig. 44).	Trias moyen et sup., très douteux pour le Permien.	
	<i>Oligoporella</i> PIA..	Trias moyen.	
	<i>Actinoporella</i>		
	ALTH	Jurass. sup.	
	<i>Muniera</i> DEECKE.	Crétacé inf.	
	<i>Physoporella</i>		
	STEINM.....	Trias moyen.	
	<i>Uragiella</i> PIA (une espèce) (fig. 45).	Jurass. sup.	
	<i>Clypeina</i> MICHE- LIN (fig. 46)	Portland- Eocène.	
	? <i>Salpingoporella</i>		
	PIA.....	Crétacé inf.	
	<i>Diploporella</i>		
	SCHAFH (fig. 47).	Trias moyen; autres indic. douteuses.	



a



b

FIG. 41.

FIG. 41. — a : *Rhabdoporella pachyderma* ROTHPL., du Silurien sup. Fragment reconstitué. On voit la carapace calcaire ($\times 180$; d'après PIA). — b : *Macroporella dinarica* PIA, du Trias moyen. Fragment reconstitué (d'après PIA).

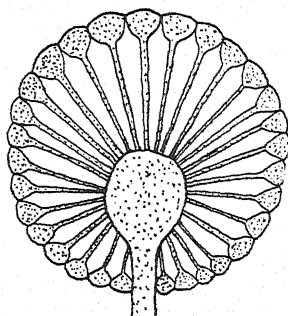
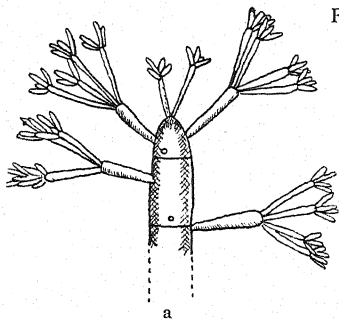
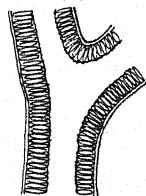


FIG. 42.

FIG. 42. — *Cyclocrinus porosus* STOLL (Ordovicien). Coupe longitudinale simplifiée ($\times 14$; d'après PIA).



a

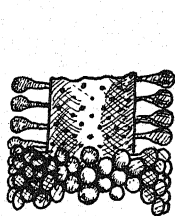


b



c

FIG. 43. — a : extrémité d'un thalle de *Primocorallina* WHITE. (Ordovicien) (d'après PIA). — b : ramification du thalle d'*Anthracoporella spectabilis* PIA (Carbonifère) (d'après PIA). — c : fragment d'une coupe transversale d'*Anthracoporella spectabilis* montrant les détails.



a

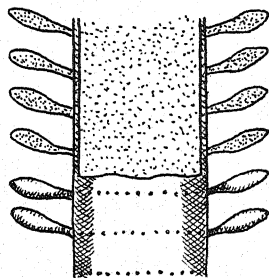
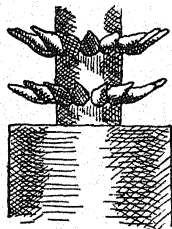


FIG. 45.

FIG. 44. — a : *Gyroporella vesiculifera* GÜMBEL, du Trias sup. (d'après PIA). — b : *Physoporella pauciforata* GÜMBEL, du Trias moyen (d'après PIA).



b

FIG. 45. — *Uragiella supra jurassica* GÜMBEL, du Jurass. sup. ($\times 10$; d'après PIA).

FIG. 46. — *Clypeina marginoporella* MICH., de l'Eocène (d'après MORELLET).

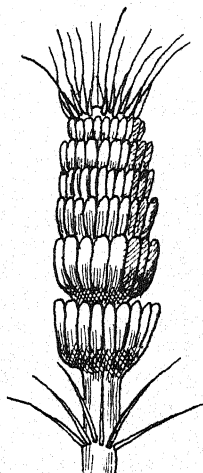


FIG. 46.

FIG. 44.

Tribus	Genres	Période de vie	Caractères généraux de la tribu
6. LINOPORELLÉES (Jurassique sup.)	<i>Linoporella</i> STEINM. Jurass. sup. <i>?Myrmekioporella</i> PIA. Jurass. sup.		Rameaux verticillés ramifiés, mais grêles, probablement non sporifères. Les spores se formaient sans doute dans le tronc.
7. TRIPLOPORELLÉES (Trias sup.-Eocène).	<i>Triploporella</i> STEINM (fig. 48). Jurass. sup.-Crét. moyen. <i>Bröckella</i> MOR... Paléoc.-Eoc. <i>Goniolina</i> D'ORBIGNY (fig. 49)... Jurass. sup. <i>Sestrosphaera</i> PIA. Trias sup. Jurass. inf. (Lias).		Verticillées. Dasycladacées en massue ou sphériques, à rameaux de 2 ^e ordre. Spores dans les rameaux primaires. Selon L. et T. MORELLET, <i>Bröckella</i> serait une Utériée.
8. UTÉRIÉES (Tertiaire inf.-Paléocène-Eocène).	<i>Uteria</i> MICHELIN et, d'après L. et T. MORELLET, <i>Bröckella</i> Paléocène-Eocène.		Genre encore mal connu, voisin des Triploporellées. Selon L. et T. MORELLET, la position des fructifications et la séparation nette des verticilles stériles et fertiles placeraient cette tribu entre les Néomérées-Bornetellées et les Acétabulariées.
9. THYRSOPORELLÉES (Cénomanien-Eocène).	<i>Trinocladus</i> RAINERI Cénomanien ou Turonien. <i>Thyrsoporella</i> GÜMBEL Eocène. <i>Belzungia</i> MOR. (Gümbelina MUN. CHAL.) ... Paléocène-Eocène.		Verticillé. Tous les rameaux, même ceux de 2 ^e , 3 ^e et 4 ^e ordres, sont épaissis. Ils sont donc vraisemblablement des sporanges.
10. PÉTRASCLÉES (Jurassique sup.).	<i>Petrascula</i> GÜMBEL (fig. 50). Jurass. sup.		Verticillé : rameaux de 1 ^{er} ordre dimorphes, peut-être différenciation en macro- et microgamétanges.

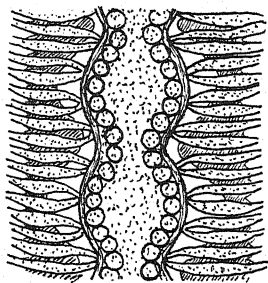


FIG. 47. — *Diploporella phanerospora* PIA (âge non déterminé). Fragment avec les endospores dans le tronc (d'après PIA).

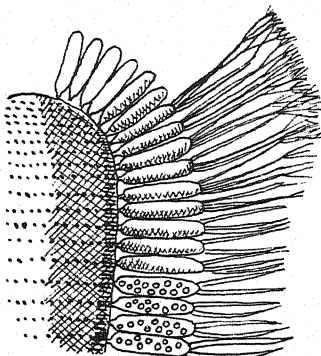


FIG. 48. — *Triploporella Remes*, du Jurass. sup. Fragment du thalle en massue (d'après PIA).

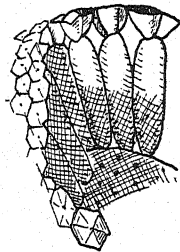


FIG. 49.

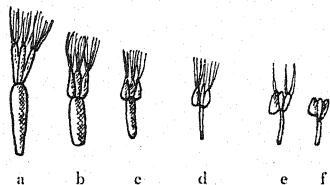


FIG. 50.



FIG. 51.

FIG. 49. — *Goniolina geometrica* ROEM, du Jurass. sup. Fragment du thalle pédonculé en massue (d'après PIA).

FIG. 50. — *Petrascula bursiformis*, du Jurass. sup. (d'après PIA).

a-f : rameaux du haut en bas du thalle en massue, verticillé.

FIG. 51. — *Montiella*. Reconstitution schématique d'une branche verticillée (d'après MORELLET).

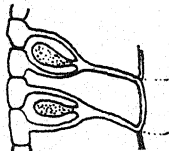


FIG. 52.

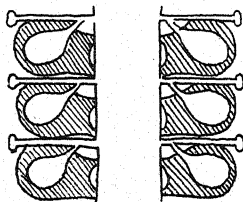


FIG. 53.

FIG. 52. — *Neomeris annulata*, actuelle. Rameaux de sporanges insérés sur la cellule-tronc (dans ENGLER et PRANTL).

FIG. 53. — *Larvaria montenoi* MORELLET. Reconstitution schématique (section longitudinale) (d'après MORELLET).

FIG. 54. — *Halicoryne Wrightii* HARV. Partie supérieure d'un rameau.

g : gamétanges. — vf : verticille fertile. vst : verticille stérile (dans ENGLER et PRANTL).

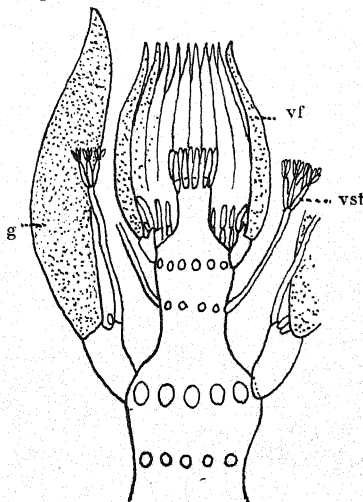


FIG. 54.

Tribus	Genres	Période de vie	Caractères généraux de la tribu
11. CONIPORÉES.	<i>Paloedasycladus</i> PIA <i>Palaeocladius</i> PIA. <i>Conipora</i> D'ARCHIAC.....	Jurass. inf. Lias moyen. Dogger-Malm.	Verticillé : rameaux de 3 ^e ordre formant par la juxtaposition des extrémités une écorce-carapace, comme chez <i>Bornetella</i> . Sporanges mal connus.
12. DACTYLOPORÉES (Paléocène-Eocène).	<i>Dactylopora</i> LAM. (une espèce). <i>Digitella</i> MOR.... <i>Zittelina</i> M. CHAL. (incl. <i>Maupasia</i> M. CHAL.)..... <i>Montiella</i> MOR.... (fig. 51).	Eocène. Eocène. Eocène. Paléocène.	Dasycladacées verticillées à rameaux simples, mais à sporanges individualisés. L. et J. MORELLET rangent le g. <i>Montiella</i> avec les Dasycladacées actuelles et les rapprochent des Néomérées. Les mêmes auteurs classent auprès des <i>Digitella</i> , <i>Zittelina</i> et <i>Dactylopora</i> , les genres <i>Terquemella</i> M.-CH. et <i>Carpentrella</i> M.-CH. encore peu connus.
13. DASYCLADÉES (actuelles).	<i>Dasycladus</i> AG .. (une espèce). <i>Batophora</i> AG.... (une espèce). <i>Chlorocladius</i> SONDER..... (une espèce).	Actuel. Actuel. Actuel.	Verticillés, sporanges individualisés, sub-terminaux insérés, au bout des rameaux primaires ou secondaires. Rameaux de 2 ^e et 3 ^e ordres.
14. NÉOMÉRÉES s. l. (Cénomanien - temps actuels).	<i>Meminella</i> MOR .. <i>Lemoineella</i> MOR.. <i>Neomeris</i> LAMX. s. l. (incl. <i>Decaisnella</i>) M.-CHAL., <i>Lar-</i> <i>varia</i> DEFR., <i>Vaginopora</i> DEFR..... (fig. 52-53). <i>Cymopolia</i> LAMX. <i>Karrerella</i> M.-CHAL. <i>Jodotella</i> MOR.... <i>Parkerella</i> MOR.. <i>Bornetella</i> M.-CHAL	Eocène. Eocène inf. Cénoman. à nos jours. Cénoman. à nos jours. Crétacé sup.-Miocène. Paléocène. Paléocène. Actuel.	Verticillés, rameaux de 1 ^{er} ordre seulement avec sporanges sub-terminaux aux rameaux de premier ordre. MORELLET fait des genres <i>Parkerella</i> et <i>Jodotella</i> une tribu spéciale, les Parkerellidées, qui se-rait intermédiaire entre les Dasycladées (actuelles) et les Néomérées - Bornetellées.
<i>Neomeris annulata</i> DICK. (espèce actuelle, connue depuis l'Eocène).			

15. ACÉTABULARIÉES (Paléocène actuel).	<i>Halicoryne</i>		Dasycladacées à un ver-
	HARVEY (fig. 54). Actuel.		ticille de sporanges
	<i>Chalmasia</i>		fixé au bout de la
	SOLMS..... Actuel.		cellule-tronc, ou à
	<i>Acetabularia</i>		formes réduction-
	LAMX..... Oligocène à		nelles plus compli-
	nos jours.		quées.
	<i>Acicularia</i>		Sporanges-rameaux.
	D'ARCHIAC (incl.		
	<i>Briardina</i>)		
	M.-CHAL.)..... Crét. sup.		
	? <i>Orioporella</i>		
	M.-CHAL..... Paléocène.		

Le tableau qui précède montre que nous sommes ici en présence d'une famille relique typique :

1° Sur 15 tribus connues, 12 sont entièrement fossiles et une seule (*Dasycladées*) est composée — jusqu'à ce jour — exclusivement de types actuels. Sur les 58 genres qui sont bien connus, 48 n'existent qu'à l'état fossile ; pour 6 genres, sur les 10 genres vivants, on ne connaît aucun fossile, les 4 autres sont actuels et fossiles.

2° Aucun des genres vivants ne compte de nombreuses espèces. *Dasycladus*, *Batophora*, *Chlorocladus*, *Chalmasia* et *Acicularia* ont chacun une espèce, *Halicoryne* en a 2, *Cymopolia* 3, *Bornetella* 4, *Neomeris* 6. Le g. *Acetabularia* est le plus nombreux, avec 15 espèces actuelles.

3° Les genres dont nous ne connaissons aucune espèce fossile ont des aires géographiques continues :

Dasycladus clavæformis (ROTH.) Ag. va de la Méditerranée aux Antilles.

Batophora Oerstedii J. Ag. est localisé aux Antilles et en Floride.

Chlorocladus australasiaticus SONDER existe dans les mers chaudes d'Australie.

Les genres *Bornetella* et *Halicoryne* sont localisés dans les mers de la Malaisie et d'Australie.

Chalmasia antillana Solms est aux Antilles.

La continuité de ces aires témoigne peut-être d'une origine récente, car les genres suivants, qui comptent des membres fossiles, ont une aire disjointe ou de relique.

Le g. *Neomeris* existe surtout aux Antilles et aux îles de la Sonde.

Les trois espèces de *Cymopolia* (fig. 38 bis) habitent, l'une la Malaisie, l'autre le golfe du Mexique et, la troisième, l'Atlantique des latitudes subtropicales et tempérées chaudes septentrionales.

Le g. *Acicularia* n'a plus qu'une espèce vivante qui habite la zone inter-tropicale de la côte orientale du continent américain, alors qu'on a reconnu une dizaine d'espèces fossiles.

La distribution géographique du genre *Acetabularia* est intéressante, surtout quand on considère celle des sections.

La sect. *Acetabulum* n'a qu'une espèce *A. mediterranea* (fig. 40) localisée dans la Méditerranée et l'Atlantique avoisinant.

La sect. *Acetabuloides* est Est-asiatique et Australienne et habite aussi les côtes des Antilles et de Floride.

La sect. *Polyphysa* est Indo-Australienne et de la Guadeloupe.

Le g. *Halicoryne* (fig. 54) compte deux espèces habitant la région Sud occidentale du Pacifique chaud.

REMARQUES SUR LES DASYCLADACÉES

Pour comprendre la structure des Dasycladacées fossiles, il est nécessaire d'être familiarisé quelque peu avec celle des Dasycladacées vivantes. Nous nous limiterons ici à l'essentiel.

Parmi les Dasycladacées vivantes, les Dasycladées passent pour représenter le type d'organisation le plus simple. Le corps végétatif de *Dasycladus* (fig. 38) est formé d'un grand siphon central fixé par des rhizoïdes et formant une sorte de tronc plus ou moins incrusté de calcaire, sur lequel sont insérés densément un grand nombre de verticilles alternants de 10-15 rameaux plusieurs fois trifurqués; si nous appelons primaires les rameaux insérés sur l'axe principal, les ramifications ultimes sont de quatrième ordre. Chaque ramification est unicellulaire, séparée de son support par une cloison. Les verticilles supérieurs de la plante sont fertiles. Les gamétanges sont globuleux, isolés, entourés de rameaux de deuxième ordre, en apparence terminaux au bout des rameaux primaires, mais en réalité latéraux.

Cette structure se retrouve à peu de chose près chez les autres Dasycladacées. Le *g. Batophora* est à aplanosporanges. Son thalle n'est pas incrusté de calcaire, sa ramification est moins dense; les aplanosporanges (1) sont subterminaux, au bout des rameaux primaires et secondaires.

Les Néomérées actuelles (fig. 38 bis-39) sont fortement incrustées. La ramification ne dépasse pas le deuxième ordre; les sporanges sont plus ou moins globuleux, insérés sur les rameaux primaires (*Bornetella*) (fig. 39) ou en position subterminale, à l'extrémité du rameau primaire (*Neomeris*, *Cymopolia*) (fig. 38 bis, 52). Le thalle de *Cymopolia* est, de plus, ramifié par dichotomie et articulé; des verticilles de rameaux stériles sont intercalés entre les rameaux fertiles.

Chez les Acétabulariées (fig. 40, 54), les verticilles fertiles et stériles se succèdent très rapidement, et chez les espèces les plus différenciées il ne se forme qu'un seul verticille fertile, ce qui donne à l'Algue un aspect de champignon à chapeau (fig. 40). Les aplanosporanges sont très allongés.

Toutes ces formes actuelles sont manifestement très évoluées. La ramification très poussée, le dispositif verticillé, la structure des sporanges, ne sont pas la marque d'une organisation primitive.

La structure des Dasycladacées fossiles confirme ces vues. Essayons maintenant de la comprendre.

*
**

Les Dasyporellées, Cyclocrinées, Primocorallinées, c'est-à-dire toutes les Dasycladacées jusqu'à ce jour exclusivement primaires, ont des troncs simples, plus rarement ramifiés par dichotomie (*Anthracoporella*, fig. 43, b), à rameaux insérés diffusément, jamais verticillés. Les rameaux sont eux-mêmes habituellement simples, sauf chez les Primocorallinées (fig. 43, a) et *Anthracoporella*, noyés ou non dans un manchon calcaire, se touchant parfois par leur extrémité dilatée

(1) Les spores de ces sporanges donnent les gamètes.

en formant une « écorce » ocellée (Cyclocrinées, *Macroporella*, etc..., fig. 41 et 42).

On n'en connaît pas les sporanges; on suppose que les spores se formaient dans le siphon du tronc.

Les genres *Rhabdoporella* (fig. 41, a), *Cyclocrinus*, *Primocorallina*, ayant existé dès l'Ordovicien, on peut considérer leurs tribus comme la souche de toutes les Dasycladacées postérieures. Aucune de ces formes très anciennes n'a été transmise jusqu'à nous.

A partir du Trias, nous voyons apparaître des Dasycladacées à rameaux verticillés. Un groupe particulièrement intéressant par la multiplicité des tendances qui s'y manifestent est celui des Diploporées. On y voit, en effet, l'annonce des formes qui caractérisent les espèces actuelles.

Les Diploporées ont vécu jusqu'à l'Eocène. Elles ne comprennent pas moins de 12 genres montrant une grande richesse de formes. Elles sont vraisemblablement issues des Dasyporellées.

Le g. *Macroporella* pourrait être défini comme une *Rhabdoporella* mésozoïque à rameaux très serrés.

Les g. *Stichoporella*, *Gyroporella*, *Physoporella*, *Uragiella*, etc. (fig. 44, 45) sont des Dasyporellées verticillées, mais l'extrémité enflée des rameaux représente peut-être des sporanges. Il semble que le début du Trias soit marqué par le déclin du type de ramification primitive (spiralé) et le déplacement de la sporogénèse vers les rameaux (cladosporie).

Chez les Diploporées (*Diplopore*), on peut voir des espèces pouvant former indifféremment des endospores et des cladospores. *D. phanerospora* PIA est une espèce endosporée (fig. 47).

Les rameaux, au lieu d'être courts, trapus et isolés, comme dans les formes anciennes, sont parfois minces et grêles, peuvent être dimorphes (les uns étant stériles, les autres fertiles) (*Clypeina marginoporella*) (fig. 46) (1) ou groupés en bouquets.

L'ensemble de ces caractères des Diploporées permet de considérer cette tribu comme la souche de toutes les formes modernes des Dasycladacées.

Vers la fin du secondaire, les formes deviennent modernes. Le g. *Thaumatoporella*, du Crétacé sup., est peut-être la dernière Dasycladacée à rameaux non verticillés, et *Linoporella*, du Jurassique sup., sans doute le dernier genre endosporé.

Les formes les plus récentes ont presque toutes une ramification à plusieurs degrés et une tendance vers la spécialisation, au moins morphologique, des sporanges.

Les Linoporellées, Triploporellées (fig. 48, 49) et peut-être les Uté-

(1) Selon MORELLET, le g. *Clypeina* est une Acétabulariée, opinion vers laquelle inclinait aussi SOLMS-LAUBACH. PIA le classe parmi les Diploporées.

riées (1) sont très voisines des Diploporées, mais ont des rameaux de deuxième ordre. Les Linoporellées étaient probablement encore endosporées (PIA), mais les autres tribus étaient cladosporées et certains genres ont une « écorce » comme les *Bornetella* actuels (*Goniolina*) (fig. 49).

Les Pétrasculées, Coniporées, Thyrsoporellées, avaient des ramifications de troisième ordre et même de quatrième ordre (Thyrsoporellées). Le g. *Petrascula* (fig. 50) a, dans sa partie supérieure, les rameaux primaires très gros et les rameaux secondaires très fins ; dans les parties inférieures, ce sont les rameaux primaires qui sont très fins et les secondaires gros. PIA émet l'hypothèse que cette différenciation morphologique est peut-être l'indice d'une différenciation sexuelle de gamétanges. Chez les Thyrsoporellées, tous les rameaux étaient dilatés (en sporanges ?) quel que soit l'ordre de ramification.

Nous arrivons maintenant aux groupes récents que l'on peut considérer, pour diverses raisons d'ordre morphologique, comme les plus hautement organisés.

Chez *Dasycladus*, il y a, de plus, une haute différenciation biologique. Ces Algues sont physiologiquement dioïques et, cependant, les gamètes des individus ♀ et ♂ sont morphologiquement identiques. Les Dasycladacées actuelles sont probablement toutes diplontiques comme les Fucales, mais cela n'a été prouvé (SCHUSSNIG) que pour *Acetabularia Wettsteinii*.

Le g. *Montiella* MOR. (fig. 51) est parmi toutes ces Dasycladacées modernes, et déjà fossilisées, celui qui a la structure la plus simple. Ces Algues ont des rameaux primaires simplement dichotomes : l'une de ces branches de deuxième ordre était stérile, l'autre fertile. Chez les *Neomeris* (incl. *Larvaria*) (fig. 52, 53), *Lemoinema*, *Cymopolia* (fig. 38 bis), les rameaux stériles forment avec les sporanges des bouquets.

**

Malgré les nombreux documents que nous avons sur les Dasycladacées, il ne nous est pas possible d'établir une généalogie des genres exempte d'hypothèses. Mais il est possible, en s'écartant le moins possible des faits, de relier les diverses tribus qui ont été identifiées.

Nous remarquons que, dès le Silurien inf., il existe trois tribus très distinctes, Dasyporellées, Cyclocrinées et Primocorallinées. Leurs ancêtres sont donc peut-être antésiluriens. De ces trois groupes, un seul semble avoir donné naissance à une descendance dans laquelle nous reconnaissons le plan général des Dasycladacées, celui des Dasy-

(1) La tribu des Utériées, représentée par le g. *Uteria*, est encore très mal connue. PIA la place au voisinage des Triploporéllées.

porellées. Les deux autres tribus, ou bien se sont éteintes sans engendrer des formes nouvelles, ou ont donné naissance à des organismes que nous ne pouvons relier avec précision à leurs ancêtres.

Les genres des Dasycladacées actuelles appartiennent vraisemblablement à des lignées différentes, car les tribus vivantes sont sans liens directs.

Parmi les modifications morphologiques qui se sont produites au cours des temps, celle de l'individualisation des sporanges ou gamétanges est la plus intéressante. Chez les Dasycladacées actuelles, les sporanges ou gamétanges, en apparence terminaux, sont en réalité latéraux et prennent secondairement une position terminale. SVEDELIUS l'a constaté chez *Neomeris* et chez *Halicoryne* (fig. 54). Ce déplacement secondaire est parfaitement visible chez *Halicoryne*, le gamé-

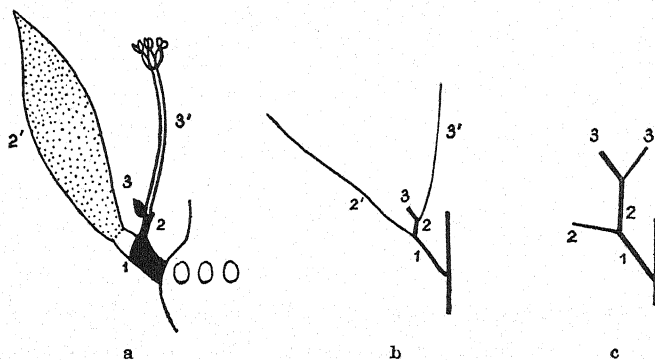


FIG. 55. — Interprétation du gamétange d'*Halicoryne*, comme rameau fertile d'un système dichotomique primitif.
a, b, c (voir texte ci-dessous; comparer aussi avec la fig. 54).

tange prend une place terminale, comme un bourgeon latéral remplace dans une ramification sympodique le bourgeon terminal. La figure 55 montre comment cette organisation (a) dérive d'une ramification dichotomique primitive (c); b représente la figure a schématique.

L'opinion courante est que ces gamétanges ou sporanges ne représentent pas des rameaux, mais des formations *sui generis*.

Or, il est évident que chez beaucoup de Dasycladacées fossiles, ces organes sont des rameaux isolés du tronc ou du support par une cloison comme les sporanges. Cela ressort des figures qui accompagnent cet exposé; chez *Montiella* (fig. 51) et *Halicoryne*, la chose est très nette. Chez *Neomeris* (*Larvaria*) le dispositif est déjà moins net (fig. 53). Enfin, chez *Bornetella*, les sporanges sont tout à fait latéraux, presque sessiles (fig. 39).

Chez *Dasycladus* (fig. 38), *Neomeris* (fig. 52), *Cymopolia* (fig. 38 bis), etc., l'un des rameaux secondaires serait donc fertile au lieu d'être stérile. Chez *Bornetella* (fig. 39) et *Halycoryne* (fig. 54), les rameaux-sporanges, au lieu d'être verticillés, sont latéraux et alternes sur les rameaux primaires, ce qui peut être invoqué contre la nature axiale des sporanges, mais un tel dispositif peut dériver d'une ramification dichotomique ayant passé au sympode, suivant un processus très répandu chez les végétaux, en particulier chez les Cryptogames vasculaires. Cette origine est d'ailleurs encore très visible chez *Halycoryne*, alors qu'elle est très effacée chez *Bornetella*. La fig. 55 le montre.

L'endosporie des Dasycladacées paraît difficile à mettre en harmonie avec l'interprétation du sporange comme rameau. Mais si la cellule du tronc est homologue d'un rameau, ainsi qu'il est permis de le penser (1), il paraît moins surprenant qu'elle puisse être fertile tout comme un rameau latéral. Des découvertes nouvelles sont sur ce point particulièrement souhaitables.

Les D. endosporées représentent un type très archaïque de reproduction, les spores n'ayant pu être libérées que par la mort de l'individu, ce qui rappelle la sporulation des Bactéries et peut-être l'holocarpie des Caulerpes et de beaucoup d'autres organismes inférieurs.

H. — PHÉOPHYCÉES OU ALGUES BRUNES

Ces Algues comptent les Varechs ou *Fucus*, les Laminaires qui constituent des peuplements si importants sur les côtes de notre pays, les Sargasses, etc. Certains de ces végétaux sont parmi les plus grands du monde.

Ce groupe n'a laissé que très peu de restes; il est sans doute très ancien.

Sont connues à l'état fossile :

Ectocarpales. — DESMARESTIACÉES : *Desmarestia* LAMK., du Miocène de Californie. Le genre comprend une douzaine d'espèces actuelles.

Laminariales. — LAMINARIACÉES : Le g. *Lessonia* (fig. 78), actuel, a été signalé dans le Miocène, avec *Desmarestia*.

Zoophycos MASS. : Ce genre est représenté dans l'Eocène par *Z. Caput Medusae* MASS., qui est peut-être identique à *Postelsia palmaeformis* RUPR., espèce habitant actuellement le Pacifique septentrional.

CHORDACÉES : *Chorda Lebruni* FLICHE, du Muschelkalk, ressemble beaucoup à *Ch. filum* (L.) STACKH. actuel des mers septentrionales.

(1) Rappelons que, chez les Diploporées, on connaît des espèces qui sont endosporées ou cladosporees.

Fucales. — FUCACÉES : On connaît depuis l'Eocène un certain nombre d'Algues appartenant à cette famille; mais, si l'on admet, parmi ce groupe, les genres *Cystoseirites* STERNBERG et *Liasophycus* (1) FLICHE, la famille remonte au Trias.

Sont connus à l'état fossile : *Cystoseira* AG., genre actuel représenté par plusieurs espèces tertiaires (*C. filiformis* STERNB. et *C. helvetica* HEER., de l'Eocène ; *C. communis* UNG. et *C. Hellii* UNG., de l'Oligocène), et *Sargassum* (*S. globiferum* STERNB.), actuel aussi, dans l'Eocène. Le g. *Palaeohalidrys* GARDNER, du Miocène, peut être considéré comme l'ascendant du g. *Halidrys* actuel.

I. — RHODOPHYCÉES OU ALGUES ROUGES

On a reconnu, à l'état fossile, des Némationales-Chætangiaccées, des Rhodyméniales - Rhodyméniacées, des Gigartinales - Sphærococcacées, des Cérámiales-Delessériacées, des Cryptonémiales-Solénoporacées, Corallinacées et Squamariacées.

Certaines *Rh.* ont joué un rôle important dans la formation des roches appelées génériquement « calcaires à Nullipores » à une époque où les Mélobésiées étaient considérées comme Polypiers.

Némationales. — Les Chætangiaccées ont été reconnues au Permien, où elles abondent, sous forme d'Algues extrêmement voisines des *Galaxaura* actuelles.

Le g. *Gymnocodium* PIA, classé pendant longtemps parmi les Codiacées, est considéré actuellement comme une Chætangiaccée. Le thalle des *Gymnocodium* était dichotome. On connaît des exemplaires fertiles; les sporanges sont relativement gros. Sept espèces, toutes permienues, ont été identifiées. *G. bellerophontis* (ROTHPL.) PIA est caractéristique du Permien sup. du S.-E. de l'Europe.

Autres Chætangiaccées fossiles : les genres *Pilodea* PIA et *Haplophloea* PIA, tous deux avec une espèce permienne de Sumatra.

Rhodyméniales. — Les Rhodyméniacées, sous forme de *Lomentarites Borneti* FLICHE très voisin des *Lomentaria* vivants ont été trouvées dans le Trias inf.

Gigartinales. — Cet ordre est représenté par les Sphærococcacées. *Sphærococcus cartilagineus* UNG., espèce vivante, est connue depuis l'Oligocène.

Cérámiales. — Elles sont connues depuis le Crétacé sup. par les Delessériacées. Une espèce actuelle (*Delesseria crispa* ZANARD.) a été trouvée fossile dans le Quaternaire ancien.

(1) Ces deux genres mériteraient une étude approfondie. Le g. *Liasophycus* rappelle les genres australiens *Seythothalia* ou *Seirococcus* (PIA).

Les Delessériacées sont peut-être très anciennes, car on a trouvé dans le Silurien inf. de l'Amérique du Nord des restes (*Delesserites salicifolia* RUED.) d'une ressemblance frappante avec les *Delesseria* actuels (fig. 56).

Cryptoméniales = Solénoporacées. — Les S. ont été identifiées depuis le Silurien inf. jusqu'au Paléocène. On les unit souvent aux Corallinacées-Mélobésiées, mais on n'a jamais trouvé d'organes repro-

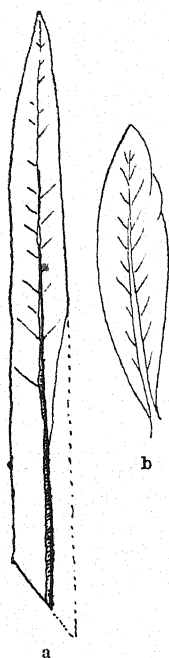


FIG. 56.

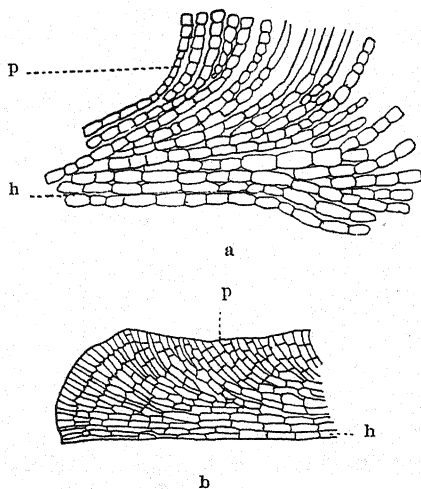


FIG. 57.

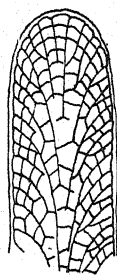


FIG. 58.

FIG. 56. — a : *Delesserites salicifolia* RUED., de l'Ordovicien (pris dans HIRMER). — b : *Delesseria sanguinea* PHILL. et SVEDELIUS (pris dans OLTMANNS).

FIG. 57. — a : croûte de *Lithothamnium Douvilléi*, du Miocène inf., montrant son hypothalle. — b : hypothalle (h) et périthalle (p) d'une espèce vivante : *Lithothamnium Lenormandi* (d'après M^{me} LEMOINE).

FIG. 58. — *Lithothamnium Patena*, espèce actuelle montrant un thalle symétrique (dans OLTMANNS).

ducteurs; ceux-ci ont peut-être été superficiels, comme chez les Squamariacées. Etant donné la grande ressemblance avec certains animaux, on peut se demander si les *Solenopora* sont bien des végétaux. PCE-LINCEV, encore récemment (1925), les considère comme des Coralliaires; M^{me} LEMOINE (*in litt.*) exprime également des doutes sur la nature végétale de ces fossiles, de même HOWE, PIA. Cependant, la finesse de la structure des *Solenopora* est en faveur de leur nature algale. Les Solénoporacées se distingueraient des Corallinacées vraies par la grande taille de leurs cellules et surtout par la largeur de

celles-ci, caractère très constant (M^{me} LEMOINE). La largeur des cellules de *Solenopora* peut atteindre 100 μ , alors que celle des Corallinacées actuelles et fossiles ne dépasse pas 20 μ .

Pour ces raisons, il est prudent de séparer les Solénoporacées des Corallinacées.

Les Solénoporacées se présentent sous forme d'organismes incrustés de calcaire, plus ou moins bulbeux, massifs. Les coupes montrent un tissu rappelant beaucoup celui des *Lithothamnium*. En l'absence d'organes reproducteurs, il est impossible de préciser les affinités de la famille. Celle-ci compte huit genres.

Le g. *Solenopora* DYBOWSKI (incl. *Solenoporella* ROTHF.), a vécu du Silurien inf. — et peut-être même du Cambrien — à la fin du Crétacé (Urgonien), dans les faciès à Polypiers paléozoïques. C'est le type de la famille.

Ce genre a une structure très semblable à celle des Corallinacées actuelles, en particulier des Mélobésiées. Dans ces dernières, l'anatomie comporte généralement deux tissus, l'un basal formé de cellules orientées parallèlement au substratum (hypothalle), l'autre formé de files de cellules constituant les parties dressées du thalle (périthalle) (fig. 57). Dans d'autres espèces, le thalle a une structure symétrique, avec du tissu d'hypothalle au centre et, de part et d'autre, une couche de périthalle. Ce dispositif existe chez les Algues qui ne sont pas collées au substratum ou des espèces en croûtes produisant des crêtes ou des mamelons (fig. 58).

Les *Solenopora* en boules sont les plus anciennes. Au Permien apparaissent les formes en boules surmontées de nodosités, et au Secondaire les formes ramifiées (M^{me} LEMOINE).

On connaît au moins une douzaine d'espèces de *Solenopora* (*S. compacta* BILL., de l'Ordovicien ; *S. urgoniana* J. PFENDER, de l'Urgonien du S.-E. de la France). La distinction est surtout basée sur la structure du périthalle.

Les genres *Pseudochætetes* HAUG et *Parachætetes* DENINGER, voisins de *Solenopora*, sont carbonifères.

Le g. *Metasolenopora* YABE, trouvé dans les couches du sommet du Jurassique, a une structure intermédiaire entre *Solenopora* et *Lithothamnium*.

Les genres *Lithocaulon* BORNEM. et *Petrophyton* YABE sont Crétacés. Ils sont étroitement apparentés et rappellent à la fois les *Solenopora* et *Lithophyllum*.

Dans le g. *Solenomeris* DOUVILLÉ, du Paléocène, les cellules sont en alternance et ont un contour plus ou moins hexagonal au lieu de rectangulaire.

Corallinacées. — Les C. vraies sont très voisines des Solénoporacées. Elles s'en distinguent par la petitesse de leurs cellules (voir p. 80) et par des appareils reproducteurs (sporangies) bien connus et nettement reconnaissables dans les espèces fossiles. Ceux-ci sont groupés dans des cavités du thalle (conceptacles), sauf chez *Archaeolithothamnium* où ils sont isolés.

Les structures citées à propos des Solénoporacées se retrouvent chez les C. ; mais la forme arbuscule, peu prononcée chez les Algues précédentes, est ici souvent très nette.

Les C. sont subdivisées en Mélobésiées, Corallinées et Schmitziellées,

mais seules les deux premières tribus existent à l'état fossile. Elles ont fait leur apparition avec certitude au Crétacé inférieur (*Archaeolithothamnium*) et y ont joué, ainsi que pendant tout le Tertiaire, un rôle important dans la formation des roches calcaires (Craie de Maëstricht, Faluns d'Anjou). Nos connaissances sur ce groupe d'Algues sont surtout dues à M^{me} P. LEMOINE.

MÉLOBÉSÉES. — Les Mélobésiées sont des Algues en croûtes minces ou épaisses, mamelonnées, avec des élévations en crêtes ou en branches, ou en massifs libres plus ou moins abondamment branchus.

Elles dérivent directement des Solénoporacées jurassiques, si celles-ci sont vraiment des Algues.

Leur classification repose sur les caractères des organes reproducteurs et sur la structure anatomique de l'hypothalle.

La plupart des genres actuels existent aussi à l'état fossile : *Archaeo-*

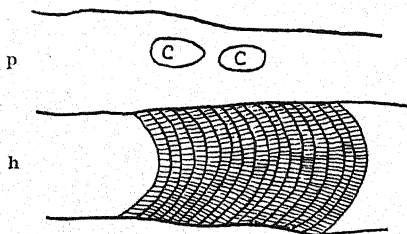


FIG. 59. — Coupe verticale d'une croûte de *Lithophyllum Giraudi* LEM., du Miocène inf. (d'après M^{me} LEMOINE).

h : hypothalle.
p : périthalle.
c : conceptacles (cavités à sporanges).

lithothamnium ROTHPL., *Lithothamnium* PHILIPPI, *Melobesia* LAMX., *Dermatholithon* FOSLIE, *Lithophyllum* PHILIPPI, *Lithoporella* FOSLIE, *Pseudolithophyllum* LEMOINE, *Mesophyllum* LEMOINE, etc. (1).

La structure anatomique des Mélobésiées est la suivante : chez *Lithothamnium*, par exemple, il y a un hypothalle formé de files cellulaires rampantes (fig. 57), et le périthalle de la croûte, ainsi que le tissu des mamelons et branches, sont formés de files cellulaires dont les cellules ne sont pas placées au même niveau dans les différentes files, sauf exceptions n'intéressant habituellement que des massifs cellulaires locaux.

Chez *Lithophyllum*, au contraire, il existe, en principe, une disposition en rangées concentriques dans l'hypothalle (fig. 59) ou superposées dans le périthalle.

(1) SEWARD (*Plant Life through the ages*) indique encore le g. *Goniolithon* comme ayant existé dans les mers tertiaires. Ce genre, créé par FOSLIE, n'est pas connu à l'état fossile. L'éminent paléobotaniste a peut-être commis un lapsus (confusion avec *Sporolithon* HEYDRICH = *Archaeolithothamnium*). Cependant SAMSONOFF a décrit, en 1914, un *Goniolithon Martelli* du Miocène d'Albanie. M^{me} LEMOINE l'indique sous le nom de *Lithophyllum Martelli*, avec doute.

Chez les *Archaeolithothamnium*, M^{me} LEMOINE a constaté une combinaison de caractères des *Lithothamnium* et des *Lithophyllum* (Mélobésiées), et des Corallinées. Toutes les espèces crustacées de ce genre ont un tissu formé uniquement de rangées de cellules serrées les unes contre les autres, mais l'hypothalle a la structure des *Lithothamnium*, c'est-à-dire des Mélobésiées. Les rameaux des espèces arborescentes ont une structure qui rappelle beaucoup celle des *Lithophyllum*. Il est, alors, en l'absence d'organes reproducteurs, très difficile de distinguer les *Archaeolithothamnium* des *Lithophyllum*.

Les *Archaeolithothamnium* sont les Corallinacées les plus anciennes. On en compte une quinzaine d'espèces actuelles, dont une en Méditerranée et une autre sur les côtes atlantiques d'Afrique septentrionale, le reste dans la Mer Rouge, l'Océan Indien et le Pacifique. Les espèces fossiles sont beaucoup plus nombreuses. Nous citerons seulement *A. rude* LEMOINE qui a été reconnu dans l'Aptien et l'Albien, espèce la plus ancienne. *A. parisiense* GÜMBEL, du Paléocène inf. ; *A. epispurum* HOWE, du Pléistocène et des temps actuels, etc.

L'ancienneté géologique cadre parfaitement avec l'organisation de ces Algues, laquelle place ces végétaux au carrefour des Corallinées et des Mélobésiées.

Les *Lithothamnium* et *Lithophyllum* fossiles sont très nombreux. L'espèce la plus ancienne de *Lithothamnium* est *L. angolense* ROMAN., de l'Albien. Il y a des espèces à tous les niveaux géologiques, jusque dans le quaternaire. Ce genre est encore nombreux aujourd'hui (une centaine d'espèces), mais il est très difficile de savoir si certaines espèces fossiles correspondent à des espèces vivantes : M^{me} LEMOINE cite *L. Philippii* FOSL. et *L. fruticosum* KÜTZ., tous deux du quaternaire d'Italie et actuels, *L. expansum* (PHIL.) LEMOINE (1), depuis le Pliocène.

Plusieurs espèces actuelles de *Lithophyllum* remontent même au Miocène : *L. papillosum* ZANARD., actuel, est connu dans l'Helvétien d'Algérie et dans le Pliocène d'Italie ; *L. solutum* FOSL. est connu depuis le quaternaire.

Melobesia LAM. : Certains fossiles de l'Eocène et du Miocène ont été attribués à ce genre : *M.* (s.-g. *Lithoporella*) *melobesioides* FOSL., actuel, est connu dans le Burdigalien, l'Oligocène et même dans l'Eocène moyen.

Le g. *Mesophyllum* LEMOINE est voisin des *Lithophyllum* par la structure, mais en diffère par la présence, dans le tissu des branches et le périthalle des croûtes, de zones d'accroissement. Il se rapproche des *Lithothamnium* par les conceptacles à sporanges dont le toit est

(1) Cette espèce est, selon M^{me} LEMOINE, le type d'un genre autonome *Pseudolithophyllum* LEMOINE. (*Deux. Exp. antarct. fr.*, 1908-1910, Paris, 1913.)

percé de plusieurs orifices. *M. cf. lichenoides* PHIL. est connu dans le Miocène d'Australie.

CORALLINÉES. — Les Corallinées sont des Algues articulées, branchues ; les organes reproducteurs sont dans des conceptacles situés dans le tissu à la périphérie des articles ou portés par un fin pédicelle. Les cellules sont plus longues que celles des Mélobésiées et toujours disposées en rangées concentriques ou plus ou moins horizontales à cloisons tangentiellles sensiblement toutes au même niveau. Il n'y a pas d'hypothalle dans ces espèces en arbuscules (fig. 60).

Le caractère des articulations, très intéressant pour la détermination des espèces vivantes, est rarement utilisable pour les espèces fossiles, les thalles étant toujours disloqués.

Parmi les Corallinées fossiles, il y a les genres *Amphiroa* LAMX.,

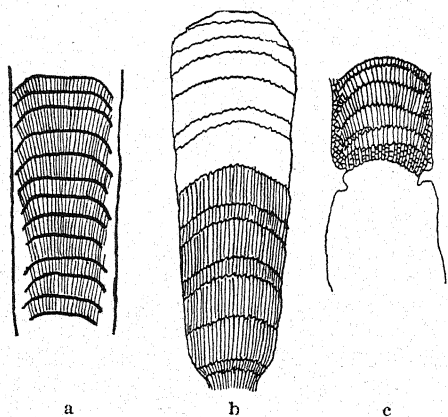


FIG. 60.

- a : *Arthrocardia Mangini* LEM., des roches de la Montagne Pelée (Martinique), âge indéterminé (d'après M^{me} LEMOINE).
- b : *Amphiroa Mattiroliana* RAIN., du Crétacé sup. ($\times 70$; dans PIA).
- c : *Corallina* sp., actuelle, montrant la même structure que les genres précédents fossiles (dans OLTMANN'S).

à partir du Cénomanién (fig. 60); *Arthrocardia* DEC., depuis le Cénomanién; *Corallina* TOURN. existait dès l'Aptien dans les Basses-Pyrénées, et *Jania* LAMX., depuis le Crétacé sup., tous actuels.

Squamariacées. — Les Squamariacées ont été reconnues dans le Miocène sous forme d'Algues voisines du genre actuel *Cruoriella* (M^{me} LEMOINE).

J. — ALGUES (OU VÉGÉTAUX RAPPELANT LES ALGUES) DE POSITION SYSTÉMATIQUE INCONNUE

SEWARD a proposé le nom d'*Algites* pour tous les fossiles mal connus, mais de nature algale. Nous en signalerons ici quelques exemples, en joignant quelques genres dont la structure rappelle celle des Algues.

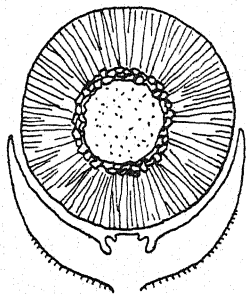
Le Cambrien renferme plusieurs de ces genres énigmatiques; le

g. *Confervites* BRONGN., groupe des Algues filamenteuses; *Mistcherlichia* LOR., *Ascosoma* LOR., seraient des Algues calcaires (Codiacées ?); *Oldhamia* FORBES désigne des restes énigmatiques, peut-être non organiques, mais dont certains sont probablement des Algues.

Autres genres Cambriens très peu connus et indéterminables : *Morania* WALC., *Yuknessia* WALC., *Waputikia* WALC., *Dalya* WALC., etc.

Dans le Silurien, il y a le g. *Chaetocladus* WHITE, qui est peut-être une Dasycladacée (la forme rappelle celle de *Dasycladus claviformis*, fig. 38) et le g. *Pachythea* HOOKER, du Silurien sup. et du Dévonien inf. : fossile silicifié très curieux ayant une petite tête globuleuse de quelques millimètres de diamètre et involucre (fig. 61). Ces petites

FIG. 61.
Pachythea sp.,
du Silurien.
Coupe longitudinale
simplifiée
($\times 7$; dans PIA).



boules sont constituées par une moelle de filaments enchevêtrés et une « écorce » de tubes rayonnants.

Le Dévonien possède le g. *Thamnocladus* WHITE qui se présente sous la forme d'un thalle richement ramifié rappelant celui des Dicotylacées. C'est peut-être une Psilophytinée, car on remarque dans les rameaux la présence d'un cordon central.

Le g. *Parka* FLEMING, du Dévonien inf. (*P. decipiens* FLEM.) est rapporté avec doute aux Algues. C'est peut-être une *Nématophyte*. Le corps végétatif est un thalle plat avec groupes de spores internes séparés par du tissu stérile.

Pour le Carbonifère, nous signalerons le g. *Aphralysia* GARWOOD. Il est probablement un Hydrozoaire, car son identité avec *Aulacera* PLUMMER est à peu près certaine.

Le Permien (Hesse, Russie) renferme *Piaea* FLORIN, genre d'Algue dont la situation n'a pas encore pu être précisée. Le thalle, probablement cloisonné, est formé d'un axe principal faiblement calcifié et de verticilles de rameaux. On en connaît quatre espèces.

Dans les terrains secondaires, on signale les genres *Calcinema* BORNEM., *Algacites* SCHLOTH., *Chondrites* MÜNST., *Algites* SEWARD, tous d'attribution plus ou moins douteuse.

Dans le Tertiaire, nous signalons comme peu connus ou douteux :

Siphonothallus ROTHPL., de l'Oligocène, qui est probablement une Algue, et *Chlorellopsis* REIS., ainsi qu'un certain nombre de restes mis en rapport avec des genres vivants.

Enfin, signalons que le g. *Haliserites* contient des vraies Psilophytinées et des Algues. Pour ces dernières, WHITE propose de réserver le nom de *Taeniocrada*.

K. — CHAMPIGNONS

On a décrit de nombreux fossiles de Champignons appartenant à 39 familles, mais beaucoup de ces organismes n'ont pu être déterminés avec suffisamment de précision pour nous permettre d'établir une attribution familiale certaine, et encore moins, une filiation directe entre les Champignons du passé et actuels.

Les restes les plus fréquents sont des mycéliums parasitant les tissus de plantes supérieures, des spores et des périthèces.

Les Champignons sont connus avec certitude depuis le Silurien sup. où on a trouvé des restes attribués aux Phycomycètes. Ils sont probablement plus anciens, car on sait combien certains Champignons ressemblent parfois à des Algues, au point que seule la présence de pigments permet une attribution certaine à l'une ou l'autre Classe.

Tous les groupes signalés à l'état fossile existent de nos jours.

Un des groupes les plus anciens est celui des Ascomycètes reconnu avec certitude au Carbonifère.

Les Basidiomycètes fossiles connus sont beaucoup plus récents, mais remontent sans doute très loin aussi.

Les Champignons imparfaits sont connus avec certitude depuis le Permien.

**

Parmi les Phycomycètes, on a signalé, dans le Carbonifère, des Oochytriacées parasitant les *Lepidodendron*, *Stigmaria*, *Alethopteris*, et des « graines » de diverses Ptéridospermées (fig. 62), des Pythiacées (*Pythites dysodilis* PAMP., du Miocène), des Péronosporacées (Carbonifère, Oligocène, Miocène) et des Champignons rapportés aux Mucoracées (Carbonifère).

C'est sans doute aux Phycomycètes qu'il faut rattacher les Champignons du Dévonien moyen, trouvés dans les couches à *Rhynia* et groupés sous le nom de *Palaeomyces* (1), Champignons rap-

(1) Ce nom de genre a été créé par RENAULT pour les Champignons carbonifères qu'on a reconnus ultérieurement appartenir à divers groupes. Avec SEWARD, on applique aujourd'hui ce nom à tous les Champignons anciens de position systématique indéterminée. Les *Palaeomyces* dévoniens sont en partie des Champignons de mycorhizes.

pelant beaucoup les *Saprolegnia*, *Pythium* et *Peronospora* actuels.

Les Ascomycètes sont représentés par de nombreuses familles, mais le rattachement des fossiles à des familles précises n'est pas absolument certain. Les familles reconnues avec certitude sont :

1° Les Protomycétacées (*Protomyces protogenes* WORTH. SM.) dont on connaît les asques. L'espèce parasitait les racines de *Lépidodendrons* carbonifères.

2° Les Microthyriacées, bien représentées dans le Tertiaire et sans doute plus anciennes.

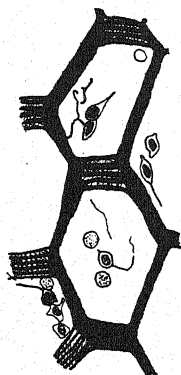


FIG. 62.

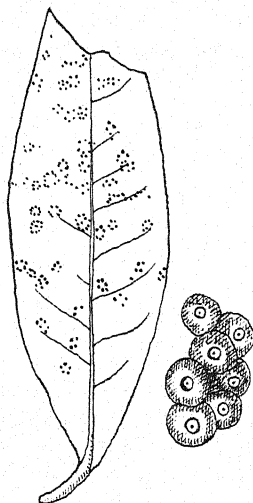


FIG. 63.

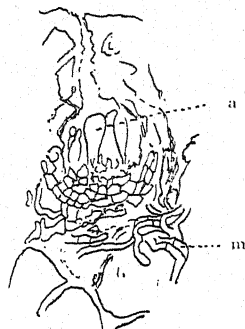


FIG. 64.



FIG. 65.

FIG. 62. — *Oochytrium Lepidodendri* REN. (d'après RENAULT).

FIG. 63. — a : *Sphærites* de l'Oligocène (d'après ETTINGHAUSEN). — b : *Sph. areolata* FRESSEN et MEYER, du Miocène ($\times 10$; pris dans HIRMER).

FIG. 64. — *Pleosporites Shirainus* SUZUKI, dans une feuille de *Cryptomeriopsis mesozoica*, du Crétacé sup.

a : asque. — m : mycelium (pris dans HIRMER).

FIG. 65. — *Telentospora Milloti* REN., dans une macrospore du Carbonifère (d'après RENAULT).

3° Les Aspergillacées sont connues depuis l'Eocène, avec *Penicillites curtipes* BERKEL.

4° Les Hypocréacées, depuis le Miocène, avec *Melanosporites Stefani* PAMPAL.).

5° Les Chætomiacées, depuis le Miocène.

6° Les Sordariacées, depuis le Miocène.

7° Les Sphæriacées, connues avec certitude depuis le Crétacé, mais

remontant peut-être jusqu'au Permien. Le g. *Sphaerites* (1) (fig. 63) est celui dont on connaît le plus de représentants fossiles (plus de cent espèces).

8° Les Amphisphæriacées, depuis l'Oligocène.

9° Les Mycosphærellacées, dans le Quaternaire.

10° Les Pléosporacées, depuis le Crétacé ; *Pleosporites Shirainus* SUZUKI sur une feuille de *Cryptomeriopsis mesozoica*, du Crétacé sup. (fig. 64).

11° Des Xylariacées (dans le Quaternaire), du genre actuel *Hypoxyylon* BULL.

L'existence des Erysiphacées, Périsporiacées, Hystériacées, Phaciadiacées, Stictidacées, Pézizacées, Cénangiacées, Dothidéacées, n'est pas prouvée avec certitude, la détermination des Champignons attribués à ces familles étant trop incertaine.

Les Basidiomycètes sont représentés par sept familles reconnues avec certitude (Tillétiacées, Coléosporiacées, Pucciniacées, Hypochnacées, Hydnacées, Polyporacées, Agaricacées); quelques Champignons ont été attribués aux Clavariacées et aux Lycoperdacées, mais l'existence de ces familles à l'état fossile est encore douteuse.

Les Basidiomycètes les plus anciens n'ont pu être que partiellement rattachés avec certitude aux genres actuels. On se demande même si les fossiles appelés *Pseudopolyporus carbonicus* HOLICK et *Dactyloporus archæus* HERZ., du Carbonifère, rattachés aux Polyporacées, sont bien des Champignons.

On connaît, par contre, des Pucciniacées depuis le Carbonifère (*Teleutosporites Milloti* REN.) (fig. 65), des Hypochnacées depuis l'Eocène, des Hydnacées depuis le Miocène (*Hydnites Argillæ* LUDW.), des Polyporacées depuis le Tertiaire, et sans doute depuis le Crétacé sup. (*Trametites* MESCH.; *Fomes pinicola* FRIES, actuel, est connu dans les dépôts quaternaires), des Agaricacées depuis le Miocène.

Les Champignons imparfaits sont représentés par des Mélanconiacées, Mucédinées, Dématiacées, Stilbacées et Tuberculariacées. L'existence de Sphærioidéacées et d'Excipulacées n'est pas certaine.

Les Mélanconiacées sont représentées par le g. *Pestalozzites* BERRY, très voisin des *Pestalozzia* actuels. *Pestalozzites sabalana* BERRY a été trouvé sur des feuilles de Palmiers miocènes.

Parmi les Mucédinées, signalons le g. *Gonatobotrytites primigenius* CASP., trouvé dans l'ambre tertiaire, sur une fleur; le fossile est très proche du g. *Gonatobotrys* actuel. Sur les insectes fossiles inclus dans l'ambre, on a identifié des Champignons voisins de *Sporotrichum* (*Sporotrichites* GÖPP.). La famille remonte peut-être au Permien (*Mucedites* REN.).

(1) Malheureusement nous n'en connaissons que la structure externe, de sorte que le g. *Sphaerites* représente sans doute une collection de genres.

Parmi les nombreux genres de Dématiacées, on en a trouvé un certain nombre que l'on peut légitimement rapprocher des genres actuels : le g. *Morosporium* REN., du Lias et de l'Eocène, serait voisin du genre actuel *Stemphylium* ; le g. *Torulites* (de l'Oligocène) est très proche des *Torula* actuels ; le g. *Helicoma* SAC. a été identifié dans le Miocène sur des aiguilles de *Sequoia Langsdorffii*.

Parmi les Stilbacées, *Stilbites succini* CASP. (du Paléocène) paraît se rapprocher beaucoup de *Stilbum vulgare* actuel.

Les Tuberculariacées ont *Splagazzinites cruciformis* FELIX, du Tertiaire.

Un grand nombre de Champignons fossiles n'a pas pu être classé avec certitude. On a créé pour eux des genres collectifs tels que *Fungites* HALLIER, *Xylomites* UNGER, en attendant de pouvoir préciser leur situation systématique. Certains genres, tels *Archagaricon* HANCOCK et ATTEY, du Carbonifère, dont la nature fongique ne semble pas pouvoir être mise en doute, sont encore très énigmatiques.

Pour l'origine des Champignons, voir pages 105 et suivantes.

L. — LICHENS

Les Lichens ne sont connus avec certitude que depuis le Tertiaire, mais on peut admettre qu'ils sont aussi anciens que les Algues et les Champignons symbiotiques. Or, ceux-ci remontent sûrement à une très haute antiquité (1). On sait que la synthèse des Lichens se fait continuellement sous nos yeux dans la nature ; elle était donc possible dès que les deux associés Champignon et Algue existaient.

Les restes fossiles de Lichens sont très rares. Seuls les genres *Cladonia* WAINIO et *Cetraria* ACHAR. ont été reconnus avec certitude à l'état fossile dans le Paléocène. Les autres restes, apparemment lichéniques, du Tertiaire, n'ont pas pu être déterminés avec quelques précisions. *Ramalinites lacerus* BRAUN, du Keuper, *Opegrapha* HUMB. et *Opegraphites* DEBEY, du Crétacé sup. et du Tertiaire ancien, demandent à être précisés.

II. — CHAROPHYTES

Ce groupe de Cryptogames complètement isolé dans le monde actuel, à affinités difficiles à préciser, est aujourd'hui représenté par six genres formant une famille, les Characées.

(1) Si *Rhizomorpha lichenoides* MATTH. est un Lichen, ce groupe de plantes remonterait au moins au Carbonifère.

Les Charophytes sont des Cryptogames non vascularisés présentant un mélange de caractères qui ne permet de ranger ces végétaux dans aucun autre groupe. On en fait souvent un Embranchement spécial (fig. 66).

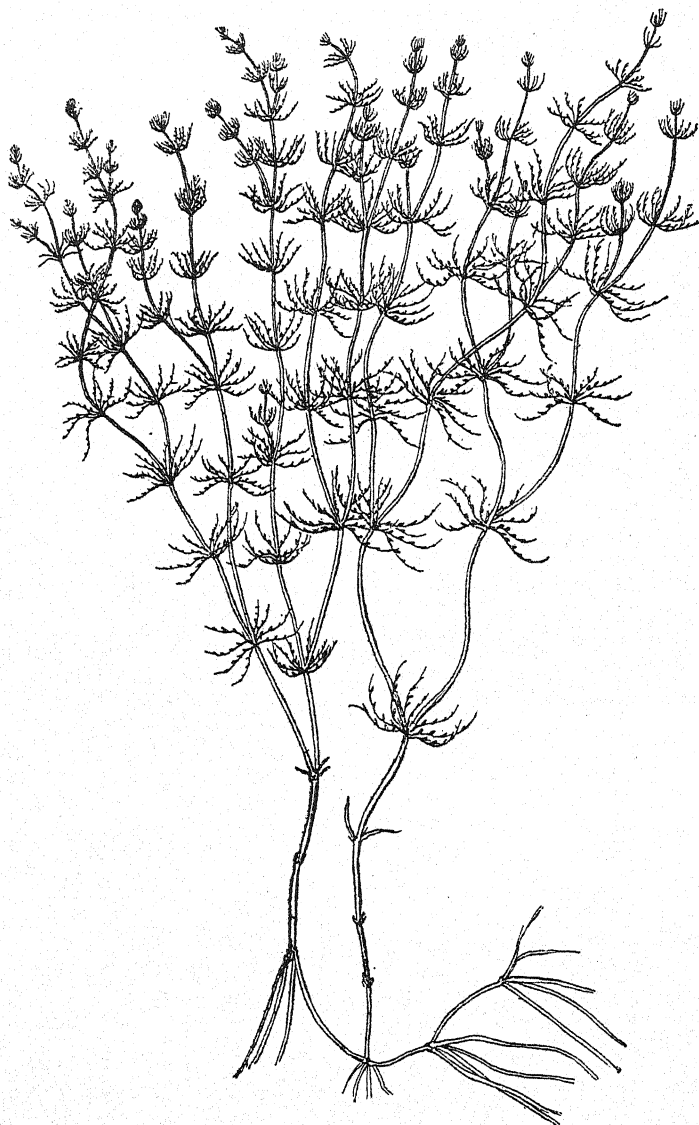


FIG. 66. — *Chara foetida* A. R. (d'après MIGULA).

En ce qui concerne les parties végétatives, on remarque l'articulation de l'axe et des verticilles de « feuilles ». La verticillation est rigoureuse,

déterminée par la cellule apicale en calotte qui détache en arrière d'elle des disques, lesquels en se divisant radialement donnent naissance aux ramifications.

Les feuilles sont comparables aux feuilles des Mousses, car les *Chara* sont haplontiques, mais aussi dans une certaine mesure à celles des Phanérogames, par leur accroissement limité, par l'alternance régulière de leurs verticilles, par les appendices stipuliformes. L'axe principal est à accroissement illimité grâce au fonctionnement d'une cellule apicale, la ramification est monopodiale.

Les rhizoïdes sont beaucoup plus différenciés que chez les Algues.

Les Charophytes se reproduisent par voie sexuée et végétative.

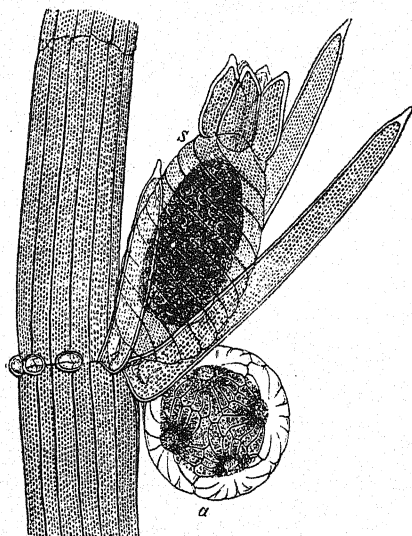


FIG. 67.

FIG. 67. — *Chara fragilis*, organes reproducteurs.

a : anthéridie. — s : oogone.

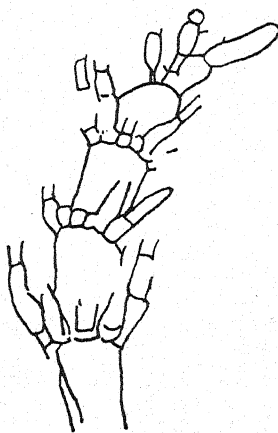


FIG. 68.

FIG. 68. — *Palaeonitella Cranii* KIDST. et LANG, du Dév. moyen ($\times 155$; tiré de HIRMER).

Les organes reproducteurs (fig. 67) sont situés sur des « feuilles ». Les Charophytes actuels ont des oogones cortiqués revêtus de siphons enroulés dans le sens de l'aiguille d'une montre, alors que chez les espèces fossiles, il existe, de plus, un type d'oogone garni de siphons enroulés dans le sens inverse (fig. 69). L'organe ♀ rappelle une fleur.

Les organes ♂ sont très complexes ; les anthérozoïdes sont étonnamment semblables à ceux des Mousses.

La multiplication végétative a des traits de plantes supérieures. Elle a lieu, en dehors du bouturage naturel banal, par des bulbilles qui se forment sur les « tiges » souterraines ou sur les rhizoïdes, ou par des bourgeons axillaires dormants.

Enfin, la germination a également des traits de Phanérogames.

L'ensemble des caractères confère aux Charophytes une place très isolée dans le monde végétal et indique une haute ancienneté. Ces végétaux sont, en effet, connus depuis le Dévonien, et si les *Pseudosycidium* décrits par KARPINSKY sont des Charophytes, déjà depuis le Silurien.

Les Charophytes dévoniens sont les genres *Palaeonitella* KIDST. et LANG et *Trochiliscus* PANDER. Ce sont des Charophytes encore peu connus.

Les *Palaeonitella* (fig. 68) sont nettement articulés, verticillés et pos-

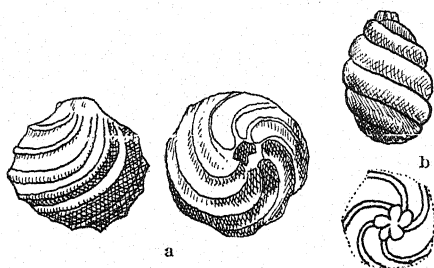


FIG. 69.

a : *Trochiliscus bulbiformis* KARP., du Dévonien; vu de profil et par le sommet (tiré de HIRMER).
b : fruit de *Chara* actuel et indication du sens des spires.

sèdent des caractères frappants de *Nitella*; malheureusement les organes reproducteurs sont inconnus.

Les *Trochiliscus* sont caractérisés par des fructifications ornées de spires plus nombreuses (8-18) que chez les Charophytes actuels, et de sens inverse de celui des aiguilles d'une montre (fig. 69).



FIG. 70.
Lagynophora liburnica St.,
du Paléocène
(dans HIRMER).



FIG. 71.
Gyrogonites medicaginella LAMK.,
de l'Eocène
du bassin parisien
(pris dans HIRMER).

A partir du Carbonifère, on connaît des Charophytes se rapprochant du type actuel.

Palaeochara acadica BELL, du Carbonifère, type des Palæocharacées, a des œufs ornés de six siphons, au lieu de cinq comme chez les *Chara* actuels.

Plus récentes sont les Clavatoracées dont le fruit est entouré d'une enveloppe formée vraisemblablement de bractéoles. La cortication des axes diffère aussi de celle des Charophytes actuelles. Cette famille est représentée par le g. *Clavator* REID et GROVES (*C. Reidii* GROVES, du Jurassique sup.).

Les autres Charophytes sont relativement récents. Les Characées datent du Tertiaire ou même seulement du Quaternaire.

Les Characées fossiles d'attribution certaine sont représentées par cinq genres dont quatre encore vivants : *Nitella* AG., *Nitellopsis* HY., *Tolypella* A. BRAUN et *Chara* VAILL. ; le g. *Lagynophora* STACHE est fossile (Paléocène) (fig. 70).

Les genres suivants groupent des restes de Characées non encore démêlées, d'après la forme des organes :

Characeites (TURZON) PIA désigne des Characées (tertiaires) à cortex ; on en ignore les fruits.

Gyrogonites LAMK., trouvé dans le Lias au Pléistocène, groupe les Characées à fruits ornés de cinq bandes lisses (fig. 71). Leurs amas forment parfois de véritables roches (« calcaires à *Chara* »).

Kosmogyra STACHE et *Kosmogyrella* STACHE ont des fruits à ornementation assez complexe (Jurassique supérieur - Oligocène).

Pour l'origine des Characées, voir p. 103.

*
**

APPENDICE. — Le g. *Sycidium* SANDBERGER, du Dévonien et du Carbonifère, genre peu connu, appartient, selon PIA, aux Charophytes, mais beaucoup d'auteurs pensent qu'il s'agit d'une Codiacée ou Dasycladacée. Selon HACQUART (1932), des formes voisines de *Sycidium* existeraient déjà dans le Silurien (*Pseudosycidium* KARPINSKY). On a parfois confondu des *Sycidium* avec les oolithes.

III. — BRYOPHYTES

Les Bryophytes réunissent les Mousses et les Hépatiques, c'est-à-dire des végétaux non vascularisés ou à éléments conducteurs très rudimentaires et sans racines. Leur cycle ontogénique comporte un sporophyte diploïde très réduit fixé sur le gamétophyte haploïde, lequel représente la partie feuillée de la plante. Les feuilles portées par le gamétophyte ne sont donc pas de vraies feuilles (voir encore p. 103).

Les Bryophytes se décomposent en :

HÉPATIQUES : Bryophytes souvent thalloïdes, dorsiventraux, à rhizoïdes unicellulaires, à protonéma peu développé, à feuilles, lorsqu'elles sont développées, toujours sans nervure. Le sporange reste inclus dans l'archégone ou perce le sommet de celui-ci ; il n'a donc pas de coiffe.

MOUSSES : Bryophyte à corps végétatif rappelant celui des plantes supérieures, à feuilles le plus souvent avec une ébauche de nervure médiane, à protonéma très développé, parfois pérennant.

Le sporogone, en se développant, enlève une partie de l'archégone qui devient la coiffe recouvrant le sporange.

Nos connaissances sur les Bryophytes des périodes géologiques passées sont très faibles, mais il reste sans doute beaucoup à découvrir dans ce domaine. Cependant, en appliquant les techniques modernes d'observation microscopique à la Paléobotanique, on n'est pas encore arrivé à des résultats importants.

Il ne faut pas oublier qu'il y a des Algues qui ont un port de Bryophytes très remarquable. Il suffit de penser aux *Battersia* et, comme nous ignorons les organes reproducteurs des végétaux considérés

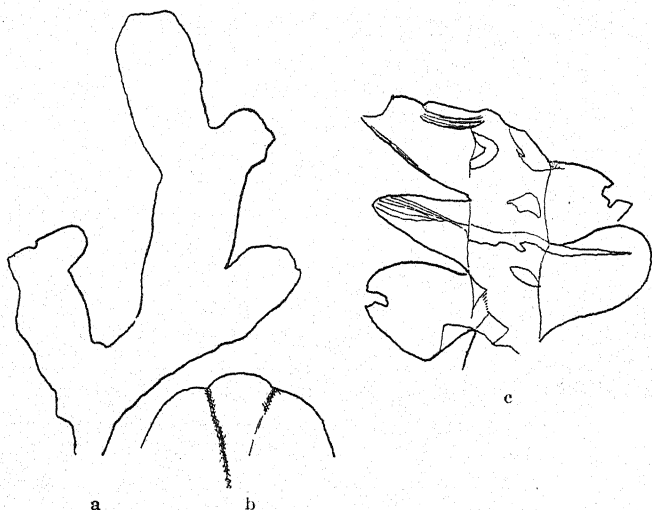


FIG. 72.

a-b : *Hepaticites Willsi* WALTON, du Carbonifère.

a : thalle ($\times 18$). — b : extrémité du thalle montrant un début de dichotomie ($\times 36$).

c : *Hepaticites Kidstoni* WALT., du Carbonifère ($\times 36$; dans HIRMER).

comme Bryophytes les plus anciens, il planera toujours un certain doute sur l'exactitude des attributions des fossiles en question.

On a trouvé, dans le Dévonien inf., des capsules isolées qui ont la structure de celles des Mousses. HALLE leur a donné le nom de *Sporogonites* ; il les considère comme l'appareil sporifère des Mousses du groupe des Sphaignes. Il est plus probable que les *Sp.* sont des Psilophytinées (voir p. 126), et c'est dans le chapitre concernant ces végétaux que ce genre sera étudié.

En l'état actuel de nos connaissances, les traces les plus anciennes de Bryophytes considérées comme authentiques ont été décrites par KIDSTON, KNOX et surtout par J. WALTON.

Ces restes proviennent du Carbonifère. Ce sont des Hépatiques.

Les formes du Carbonifère inf. (attribuées aux Hépatiques) ont été réunies dans le genre *Hepaticites* WALTON (quatre espèces). Elles rappellent parfois les *Riccia*, *Marchantia*, *Metzgeria*, Hépatiques thalloïdes, mais il y a aussi des Hépatiques à feuilles, rappelant les *Fossombronia*, *Blasia*. Les figures 72, a, b, représentent un fragment de thalle d'*Hepaticites Willsi* WALTON, et la figure 72, c, un type feuillé *Hepaticites Kidstoni* WALTON.

KNOX a reconnu dans le Carbonifère des spores d'Anthocérotales et d'Operculées (Marchantiales).

KIDSTON attribue au genre *Marchantites* BRONGN. deux Hépatiques du Carbonifère inférieur ressemblant aux *Marchantia*.

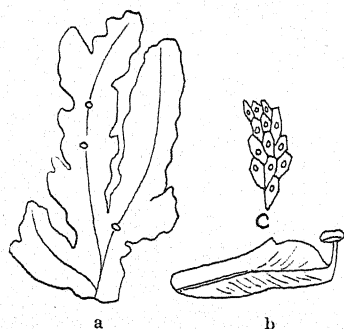


FIG. 73.

FIG. 73. — *Marchantia Sezannensis* BRONGN., de l'Eocène de Sézanne.

a : un fragment du thalle avec ses propagules. — b : thalle avec chapeau à anthéridies.
c : face supérieure du thalle avec les stomates (d'après SAPORTA).



FIG. 74.

FIG. 74. — *Muscites polytrichaceus* REN. et ZEILLER, du Carbonifère de Commeny (d'après ZEILLER).

Le g. *Palaeohepatica* RACIBORSKI. Selon TROLL, ce nom doit être appliqué seulement à *P. Rostafinskii* RAC., du Keuper ; c'est une Hépatique à thalle de *Marchantia*.

Le g. *Marchantia* est connu avec certitude depuis l'Eocène (bassin parisien). C'est une des rares Hépatiques dont la détermination soit certaine, en raison de l'existence d'appareils de reproduction et de réceptacles à propagules. Les stomates sont également très bien conservés. Dans cette espèce, les organes fertiles représentent l'extrémité du thalle redressée et réduite (fig. 73). *Waiaidites lanceolata* BUCKM. est une Hépatique du Rhétien, apparentée aux *Riella*. *Hepaticites solenotus* HARRIS, du Rhétien, rappelle *Aneura incurvata*. Le chapeau est très simple.

On a décrit, provenant surtout de l'ambre oligocène, de nombreuses

Hépatiques que l'on a pu identifier avec des genres actuels, tels *Radula*, *Lejeunea*, *Frullania*, *Lophocolea*, *Scapania*, *Madotheca*, *Jungermannia*, etc. Par contre, les g. *Schizolepidella* HALLE (*S. gracilis* HALLE), du Jurassique, et *Jungermannites* SAPORTA, du Carbonifère, seraient des Hépatiques douteuses.

En ce qui concerne les Mousses, nous sommes encore plus pauvrement renseignés que pour les Hépatiques. Les Mousses sont connues avec certitude depuis le Carbonifère sup. Dans le bassin de Commeny, RENAULT et ZEILLER ont décrit *Muscites polytrichaceus* (fig. 74). C'est une Mousse rappelant les genres *Rhizogonium* et *Polytrichum* actuels. LIGNIER a décrit *M. Bertrandi*, du Carbonifère supérieur de la Loire.

Ces *Muscites* sont les seules Mousses paléozoïques. On n'en connaît pas les sporogones. Sur la nature muscinale de l'espèce de LIGNIER plane encore un certain doute.

Dans le Tertiaire, par contre, on a trouvé de nombreux restes bien conservés appelés eux aussi *Muscites*, lorsqu'un rapprochement avec des genres actuels n'est pas possible. Parmi les genres actuels, on a reconnu les genres *Neckera*, *Leskea*, *Heterocladium*, *Eurhynchium*, *Thamnium* et *Anomodon*, tous pleurocarpes, c'est-à-dire à archégones axillaires sur la tige principale ou sur les rameaux.

Parmi les acrocarpes, à archégones apicaux, on a trouvé des *Phascum*, *Dicranum*.

Les Sphaignes (*Sphagnum*) n'ont été reconnues, jusqu'à ce jour, que dans le Quaternaire. *Muscites ferrugineus* LUDW., du Miocène, a été considéré à tort comme un Sphaigne.

Pour l'origine des Bryophytes, voir pages 104 et suivante.

IV. — LES ALGUES ET LEUR ROLE PROBABLE DANS LA GENÈSE DU MONDE VÉGÉTAL

Les Algues (Schizophytes inclus) sont les végétaux les plus anciens. Dès le Silurien sup., les groupes principaux d'Algues étaient représentés.

Les Schizophytes sont précambriens. Chlorophycées-Dasycladacées et Rhodophycées (*Solenopora*), Protophycées, sont connus depuis l'Ordovicien. Les Phéophycées, Flagellés et Conjuguées sont vraisemblablement beaucoup plus anciens que les fossiles actuellement connus ne l'indiquent.

Il est donc impossible de préciser, en se basant sur les dates d'apparition de ces divers groupes, la phylogénèse des Algues ; les docu-

ments paléobotaniques sont aussi trop parcimonieux, et la haute ancienneté de la plupart des groupes a trop éclairci leurs rangs.

Mais le grand intérêt des Algues, du point de vue phylogénétique, est dans la certitude que nous avons que les premiers végétaux vasculaires sont nés au milieu d'une flore qui était exclusivement composée de Thallophytes, parmi lesquels les Algues tenaient la première place. Les végétaux vasculaires supérieurs qui sont apparus au Silurien n'ont donc pu être engendrés que par les Algues. Nous devons examiner si ces végétaux possédaient de telles possibilités phylétiques qui supposent une grande plasticité biologique et morphologique — étant donné les nombreux types d'alternance de générations reconnus chez les végétaux — et la grande diversité des formes. L'étude des Algues actuelles nous aidera dans ces recherches.

Les végétaux les plus anciens (Schizophytes) étaient des organismes très simples, asexués, formés de cellules isolées ou de files cellulaires, anucléées et autotrophes.

Une prochaine étape est marquée par l'apparition d'organismes à noyaux.

Ces organismes asexués se multipliaient, comme aujourd'hui, par scissiparité, fragmentation du thalle, par spores de même composition nucléaire que les cellules végétatives.

Les organismes primitifs étaient vraisemblablement des haplontes (haplobiontiques). Beaucoup d'organismes inférieurs vivants, dont les rapports de parenté avec les végétaux les plus anciens ne sont pas douteux, ont ce caractère cytologique.

L'apparition de la sexualité a entraîné *ipso facto* la nécessité de la méiose ou réduction chromatique, et a déterminé ainsi l'alternance de générations.

On peut discuter de la nature profonde de ce phénomène. Nous pensons que les diverses formes qu'il affecte sont des traits liés à la nature même des organismes vivants, et qu'elles sont sans rapports avec les changements de milieux, comme on l'a parfois admis (BOWER).

On rencontre, en effet, des cycles « terrestres » chez des végétaux aquatiques en permanence. Il suffit de penser aux Laminaires. Par ailleurs, il y a des groupes systématiques où l'on rencontre les alternances les plus variées, les conditions écologiques étant, dans les grands traits, identiques (Phéophycées).

La grande variété des cycles alternants des Algues, chez lesquelles on trouve tous les cycles des végétaux que l'on peut légitimement penser être issus d'elles, donne à la filiation supposée une grande probabilité. L'alternance des Charophytes existe chez les Zygnémacées, celle des Bryophytes est indiquée, par exemple, chez *Phyllophora Brodiaei* (Rhodophycées), celle des Cryptogames vasculaires chez les Laminaires... Ce dernier fait est particulièrement intéressant.



FIG. 75.

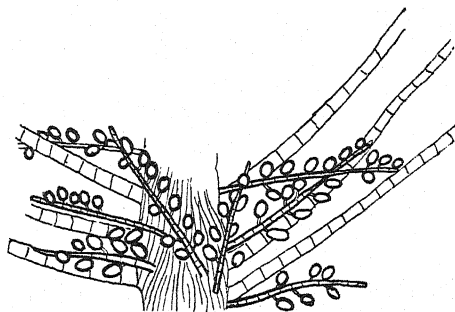


FIG. 76.

FIG. 75. — *Caulerpa crassifolia*
(dans OLTMANN).

FIG. 76. — *Chaetopteris plumosa*
(Sphacélariale) (dans OLT-
MANN).

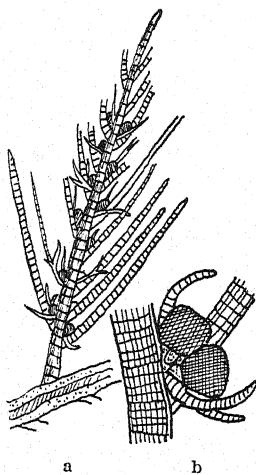


FIG. 77.

FIG. 77. — *Phlæocaulon specta-*
bile (Sphacélariale).

a : rameau.

b : gamétanges (dans OLTMANN).

FIG. 78. — *Lessonia flavicans*
(dans OLTMANN).

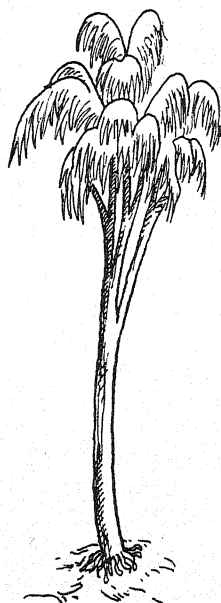


FIG. 78.

Cette plasticité du point de vue des cycles biologiques des Algues était une qualité favorable à la genèse de la plante vasculaire. Elle

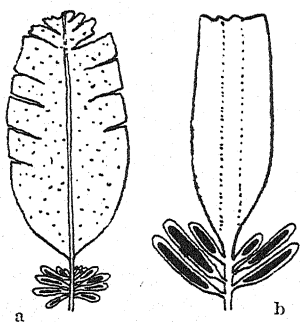


FIG. 79.

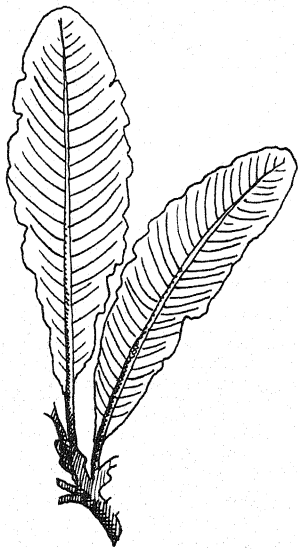


FIG. 81.

FIG. 79. — a : *Alaria*. —
b : *Pterygophora* (dans
OLTMANN'S).

FIG. 80. — *Anthophycus
longifolius* (dans OLT-
MANN'S).

FIG. 81. — *Delesseria
sanguinea*.

FIG. 82. — *Plocamium coc-
cineum*, rameau sympo-
dique (schématisé).

Les chiffres indiquent les
éléments d'axes dont ce
sympode se compose.

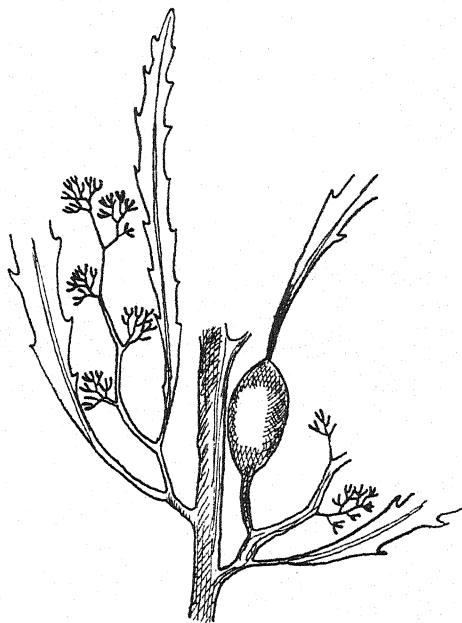


FIG. 80.

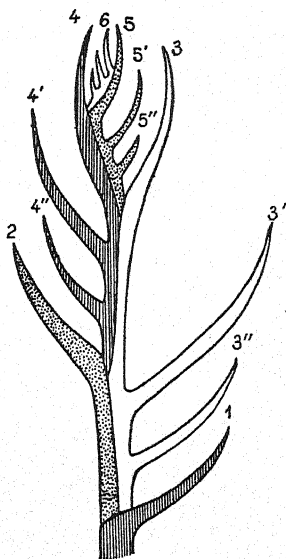


FIG. 82.

n'était cependant pas suffisante et n'expliquerait pas, à elle seule, la grande variété de la descendance vasculaire des Algues. A cette plas-

ticité biologique (ontogénique) devait s'ajouter celle des formes.

La souplesse morphologique était aussi indispensable à la phylogénèse que celle des alternances, car on ne conçoit pas qu'une forme unique ait pu engendrer un monde aussi divers que les végétaux vasculaires.

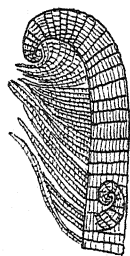


FIG. 83.

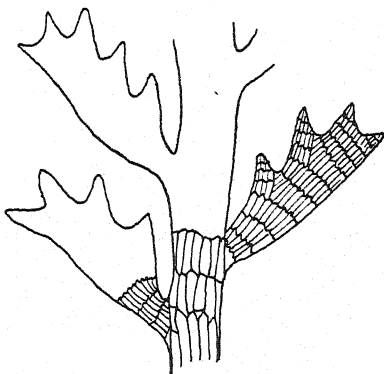


FIG. 84.

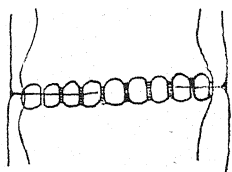


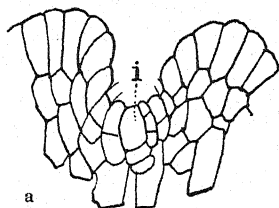
FIG. 85.

FIG. 83. — *Cliftonia*; extrémité de rameau (dans OLTMANN'S).

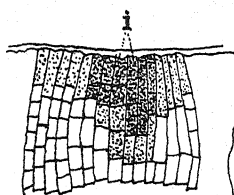
FIG. 84. — *Polyzonium elegans*.

FIG. 85. — Tube criblé de *Macrocyttis*, avec cals (dans OLTMANN'S).

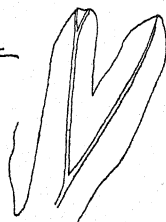
FIG. 86. — a: *Fucus vesiculosus*, avec une initiale (i). — b: *Haliseris polypodioides*, avec un groupe d'initiales. — c: fragment de thalle d'*Haliseris*.



a



b



c

FIG. 86.

Or, la richesse de forme chez les Algues est aussi grande que celle des végétaux supérieurs. On trouve chez les Algues des formes en tous points comparables à celles des végétaux supérieurs. Il n'y a aucun caractère de végétal supérieur qui ne soit à l'état d'ébauche chez ces végétaux.

Il suffit, pour s'en convaincre, de parcourir les traités d'Algologie. Les Caulerpacées ont des organes végétatifs analogues à ceux des végétaux supérieurs. *Caulerpa crassifolia* (fig. 75) ressemble à une

plante vasculaire; *Chaetopteris plumosa* (Sphacélariale), a des rameaux courts fixés sur des sortes de tiges cortiquées et des branches fertiles spécialisées (fig. 76); *Phlæocaulon spectabile* (Sphacélariale) (fig. 77) a des sporanges entourés de petits rameaux rudimentaires rappelant les préfeuilles des Dicotylédones; *Lessonia flavicans* (Laminariale), véritable Algue en arbre de 3 à 4 m. de hauteur (fig. 78), a un tronc d'un diamètre de 10 à 20 centimètres, des frondes imitant des feuilles et des crampons rappelant des racines; les *Alaria* et *Pterygophora* ont des « nervures » et des pennes sporangifères (fig. 79); les *Anthophycus* sont remarquables par leur dimorphisme des rameaux et leur ramification ordonnée (fig. 80), les *Delesseria* par leurs « feuilles nervées » (fig. 81), les *Plocamium* (Rhodophycées) par leur ramification sympodique (fig. 82) (1), les *Cliftonia* (Ceramiale) par leurs rameaux jeunes enroulés en crosse, comme chez les Fougères (fig. 83), etc.

VELENOWSKY fait remarquer que l'organisation d'*Anthophycus longifolius* Kütz. est, du point de vue de la fixité des rapports de position réciproque des organes, supérieure à celle de certaines Phanérogames (fig. 80).

Cette prodigieuse variété de formes montre à l'évidence que les Algues ont possédé toutes les possibilités morphogènes pour émettre des rameaux phylétiques puissants, tels les végétaux vasculaires.

Ces végétaux naturellement n'ont pas été moins aptes à engendrer des formes moins différenciées que des végétaux vasculaires. Nous pensons spécialement aux Bryophytes; *Leveillea jungermannioides* et *Polyzonia elegans* (Ceramiale) rappellent beaucoup des Hépatiques (fig. 84). *Leveillea jungermannioides* a des axes rampants fixés par des « racines » avec, de chaque côté, des feuilles ornées d'une « nervure » centrale et de « nervures » latérales.

Les rapports de formes entre Algues et Champignons seront examinés plus loin (voir pp. 105 et suiv.).

A ces possibilités « externes », si brillamment manifestées chez les Algues, s'ajoutent des potentialités de structure anatomique, nécessaires, elles aussi, à la différenciation de types végétaux supérieurs.

Certaines Algues ont un appareil anatomique interne conducteur homologable au liber. Chez les Laminariales, les parois transversales des cellules médullaires, et parfois aussi l'écorce, sont toutes criblées. Ce que l'on voit chez *Nereocystis* et *Macrocystis* (fig. 85) rappelle beaucoup les cribles des Phanérogames. La localisation de ces tubes, lorsqu'elle est centrale, évoque la protostèle.

L'accroissement des axes a lieu (*Fucus*) par une cellule initiale,

(1) La plupart des Algues sont à ramification monopodique, mais il existe aussi la dichotomie vraie (*Dictyota*, *Fucus*).

comme chez les Bryophytes, Equisétales, etc., ou par un groupe de cellules initiales (*Haliseris*) (fig. 86), comme chez les Phanérogames.

Chez *Polysiphonia rhunensis*, les axes principaux s'allongent indéfiniment, alors que les axes latéraux sont à accroissement limité; chez certaines Algues, l'accroissement est intercalaire (base des frondes des Laminaires), tous traits de végétaux supérieurs. Beaucoup d'Algues sont vivaces, mais à frondes caduques, ce qui est un trait de plus à l'actif de la polyvalence de ces végétaux.

Il faut mentionner, enfin, l'accroissement en épaisseur des axes. Sous certains rapports, celui-ci est comparable à un accroissement secondaire (Fucales, certaines Gigartinales et Rhodyméniales).

L'écorce des Laminaires, par exemple, forme continuellement de nouvelles assises cellulaires, grâce à l'activité de l'assise la plus externe ou de couches cellulaires plus profondes fonctionnant à la manière d'un cambium en déterminant une zonation analogue à celle du bois de nos arbres, mais dont nous ne connaissons pas encore la signification.

*
**

Il ressort des pages précédentes que la diversification biologique (alternance) et morphologique n'est pas en rapport avec le genre de vie. Elle est l'expression du développement phylétique normal de la matière vivante, de la libération des potentialités que celle-ci avait d'emblée.

La formation de vaisseaux, elle-même, n'a été qu'un épisode de ce développement qui a beaucoup favorisé la vie terrestre, mais n'a pas été provoqué par celle-ci (voir encore p. 450 et suiv.).

Ces multiples potentialités des Algues se sont sûrement manifestées très tôt; elles expliqueraient la variété d'emblée du monde végétal vasculaire issu de ces végétaux. Chacun des rameaux phylétiques issu des Algues s'est ensuite développé à son tour en libérant peu à peu ses propres potentialités. Celles-ci, fait remarquable, convergent toutes: 1° vers la réduction d'une des phases du cycle ontogénique et spécialement de l'haplonte; 2° vers la décomposition morphologique du corps végétatif en organes comportant la division du travail (feuilles, tiges, racines, appareils conducteurs, etc.).

Les Algues elles-mêmes n'ont pas échappé à cette orientation phylétique, comme le prouvent les Phéophycées.

Les phases haploïde et diploïde ont reçu les mêmes possibilités morphogènes et tendent à se différencier de la même manière en racines, tiges et feuilles. Les Mousses et les Charophytes sont de magnifiques exemples prouvant que l'haplonte avait primitivement la même

puissance que le diplonte, mais ce dernier seul a eu suffisamment de souffle pour expliciter toutes les potentialités de la phylogénèse, en particulier pour former un puissant appareil conducteur. Nous avons l'habitude de réserver les termes de racine, tige, feuilles à des organes formés par le diplonte, mais il est clair que la « feuille » de Mousse ou de *Chara* mérite aussi ce nom : ce sont des feuilles d'haplontes.

V. — REMARQUES SUR LA PHYLOGÉNÈSE ET LA SYSTÉMATIQUE DES PRINCIPAUX GROUPES DE PLANTES NON VASCULAIRES

ALGUES (INCL. SCHIZOPHYTES)

Aux remarques faites dans les pages précédentes, nous ajouterons ici quelques notes complémentaires.

Beaucoup d'Algues rouges contiennent, en plus de la chlorophylle et de la phycoérythrine surnuméraire, de la phycocyanine de Cyanophycées (*Batrachospermum*, *Lemanea*) ; inversement, certaines Cyanophycées contiennent, outre la chlorophylle et la phycocyanine, de la phycoérythrine (1). De plus, l'« amidon » spécial des Rhodophycées a été rapproché (MANGENOT, COLIN) du glycogène, seule réserve glucidique des Cyanophycées. Ces rapprochements paraissent indiquer une filiation des Rhodophycées à partir des Algues bleues. Par contre, des affinités non douteuses existent entre les Phéophycées et certains groupes de Flagellés bruns (cf. p. 50). De même, on peut concevoir, bien que moins nettement, la dérivation d'une partie des Chlorophycées à partir de Flagellés verts. D'autres Chlorophycées, les Zygnémales, totalement dépourvues de cellules flagellées, ont, d'ailleurs, certainement, une origine différente. D'autres Chlorophycées encore (*Coleochaete*) offrent, dans la conformation de leurs organes reproducteurs et les particularités de leur cycle (carpozoospores), des caractères rappelant ceux des Rhodophycées.

Les grands groupes d'Algues ne sont sans doute pas monophylétiques et les lignées dont ils se composent se sont grandement diversifiées avec le temps. Or, aucun grand groupe végétal n'a disposé, pour se

(1) On sait que : la phycoérythrine et la phycocyanine sont chimiquement des substances voisines (chromoprotéides à groupement prosthétique tétrapyrrolique : phycocyanobiline et phycoérythroiline).

différencier, d'autant de temps que les Algues. Beaucoup de types se sont éteints, d'autres sont venus jusqu'à nous avec les formes et les caractères qu'ils ont depuis des temps immémoriaux. Ces remarques expliquent la variété inégalee des formes d'Algues.

CHAROPHYTES

Les Charophytes sont très isolées. Le caractère haplobiontique est très primitif, mais il coexiste avec une organisation morphologique qui a indiscutablement des traits de supériorité. Placés dans l'ensemble du règne végétal, ces végétaux marquent une tendance vers la différenciation morphologique de l'haplonte comparable à celle qui existe chez les Mousses et plus nette encore que chez ces derniers végétaux. Nous voyons encore ici que l'haplonte a primitivement les mêmes possibilités morphogènes que le diplonte. Les Charophytes sont indiscutablement issus de Chlorophycées haplobiontiques très anciennes et traduisent peut-être le terme ultime qui ait pu être atteint par ces Algues dans une voie phylétique.

BRYOPHYTES

En ce qui concerne les Bryophytes, la Paléobotanique ne donne aucun renseignement sur leur origine. Les représentants les plus anciens de ce groupe sont très semblables aux types actuels.

Les Bryophytes constituent un rameau phylétique de haute ancienneté et fixé depuis l'origine, ayant été incapable de donner naissance à des lignées nouvelles. Les Bryophytes semblent n'avoir pu se développer qu'à l'intérieur de leurs limites morphologiques.

En l'état actuel de nos connaissances, les Bryophytes ne remontent pas plus loin qu'au Carbonifère, mais ces végétaux sont vraisemblablement plus anciens.

La fixité du type Bryophyte est particulièrement nette dans le sporophyte. Celui-ci est toujours identique à lui-même partout, à des détails secondaires près. Il est toujours simple, jamais ramifié (sauf dans des cas tératologiques) ; il ne porte jamais la moindre trace d'appendices, d'émergences ou de feuilles. Le sporange est toujours solitaire et terminal (sauf dans des cas anormaux). Chez aucun Bryophyte, le sporophyte n'a pu se hisser à un stade supérieur ; il est esclave du gamétophyte et, là où celui-ci est éphémère (*Buxbaumia*),

il reste un organisme incomplet, incapable de « vivre sa vie » pendant longtemps.

Cependant, la présence de stomates vrais sur le sporogone, alors que le gamétophyte n'en a jamais, ou ne porte que des organes analogues, — non homologues —, ainsi que la présence, dans le sporogone d'*Anthoceros*, d'un tissu d'accroissement intercalaire méristématique, semble indiquer une tendance vers un progrès morphologique du sporophyte.

Certains auteurs, frappés par la différence de structure entre le sporophyte et le gamétophyte, ont pensé que les Bryophytes dérivent d'ancêtres ayant eu deux phases indépendantes. Cette hypothèse n'est basée sur aucun fait précis. D'autres (LAWSON, HOLLOWAY), frappés de la similitude de l'embryon d'*Anthoceros* et de celui des Psilotacées, et du genre de vie de ces végétaux, ont cru pouvoir admettre une filiation entre Psilotinées et Anthocérotales, donc entre Bryophytes et Psilophytinées.

CHURCH et CAMPBELL (1924) sont d'avis que certaines familles de Bryophytes (Anthocérotales) sont apparentées aux Rhyniacées par l'intermédiaire d'*Horneophyton* (voir p. 115).

L'origine des Bryophytes est vraisemblablement chez les Algues, ce qui est indiqué par le grand nombre de caractères communs, tels l'absence de vaisseaux, la forme du corps végétatif, la diversité du gamétophyte, la simplicité du sporophyte lorsque, chez les Algues, celui-ci est greffé sur le gamétophyte (*Phyllophora*), et, enfin, le type d'alternance de génération qui est, dans certains cas, identique (*Phyllophora*). Ces plantes représentent sans doute un phylum autonome issu des Algues à une époque très antérieure au Carbonifère et fixé depuis cette époque. Les traits de ressemblance qu'elles ont avec d'autres groupes, tels les Psilophytes, s'expliqueraient par la faible différenciation systématique du monde végétal à ces lointaines époques.

CHAMPIGNONS

Les Champignons sont certainement dérivés d'organismes autotrophes. Mais ces organismes autotrophes étaient-ils à chlorophylle ou sans chlorophylle ? La morphologie comparée, ainsi que la comparaison des cycles évolutifs, montre que beaucoup de Champignons dérivent certainement de végétaux chlorophylliens, en particulier d'Algues. Il n'y a, à part la couleur, aucune différence entre un *Pythium* et une Siphonée inférieure (DE BARY).

Il est évident que les divers groupes de Champignons ne sont pas

issus d'un même ancêtre, et il est vraisemblable que les Algues ont détaché des rameaux hétérotrophes à divers niveaux de leur développement phylétique. Certains Septomycètes, par exemple, ont pu dériver d'Algues cloisonnées et non de Siphonées. La variété des cycles ontogéniques est aussi grande chez les Champignons que chez les Algues.

Le problème cependant n'est pas aussi simple.

Si nous jetons un coup d'œil d'ensemble sur les organismes hétérotrophes supérieurs, nous remarquons que ce mode de vie est accompagné, quelle que soit la classe à laquelle appartient la plante, d'une remarquable convergence vers un type morphologique unique, le thalle mycélien. L'appareil souterrain des Monotropes, par exemple, éveille déjà l'idée d'un mycélium de Champignon supérieur, mais cette convergence n'est nulle part plus nette que chez les Rafflésiacées, végétaux phanérogames dont les organes végétatifs sont comparables à un mycélium de Champignon-Septomycète.

Le corps végétatif des *Rafflesia* et *Brugmansia*, par exemple, est formé uniquement d'un lacs de filaments cellulaires qui s'insinuent dans les tissus de la plante parasite, comme un mycélium de Champignon. Là où se forment les fleurs, certains de ces filaments mycéliens s'enflent et se différencient en masse parenchymateuse et, lorsque celle-ci a atteint une certaine taille, on voit s'y différencier le point végétatif de l'axe floral; la fleur, en s'accroissant, se fraie un chemin vers l'extérieur et s'épanouit à la surface de la plante-hôte.

Il n'y a ni racines, ni tiges, ni feuilles, et les fleurs elles-mêmes ont une structure extraordinaire.

Ces plantes sont, dans le domaine des Phanérogames, l'homologue biologique des Champignons; on pourrait parler de Champignons phanérogames, comme on peut définir les Ptéridospermées comme Fougères à ovules. Si les Rafflésiacées avaient perdu la propriété de produire des fleurs, les considérerions-nous comme Phanérogames ?

Ces faits, qui montrent la très puissante influence de la vie hétérotrophe sur la morphologie, peuvent expliquer les grandes différences que nous constatons entre les formes des végétaux autotrophes et celles des végétaux hétérotrophes, même affines du point de vue systématique, différences bien faites pour nous dérouter dans les recherches des rapports de parenté. Ils nous invitent aussi à rechercher si d'autres groupes de végétaux verts, en dehors des Algues, ont pu donner naissance à des Champignons et si, trompés par la conformité des traits donnés par le mode de vie, nous ne réunissons pas, sous ce nom, les dérivés hétérotrophes de nombreuses lignées. Le problème est intéressant.

Voyons, par exemple, les Muscinées. Certaines Mousses, comme les Nématococcacées (fig. 87), ont un protonéma pérennant et très puissant qui repré-

sente, à lui seul, la presque totalité du gamétophyte; sur ce protonéma se dressent des sporophytes, comme des sporanges de Champignons. Or, cette Mousse est épiphytique; si elle était hétérotrophe, parasite, elle aurait vraisemblablement un corps végétatif plus simple encore, dédifférencié sous l'influence du parasitisme. Ne serait-elle pas un Champignon ?

La dégradation des Mousses sous l'influence du parasitisme n'aurait-elle pas pu aboutir à des végétaux classés aujourd'hui parmi les Champignons ? L'exemple des Rafflésiacées nous montre à quel point la dégradation peut être profonde. Certaines expériences et observations dans la Nature montrent que des régressions morphologiques importantes sont possibles; les « feuilles » de *Buxbaumia* et des fragments de sporogone de Mousses peuvent évoluer en protonéma, c'est-à-dire en un corps végétatif qui a tous les caractères du mycélium, à part la chlorophylle.

Nous avons admis que les Champignons dérivent de végétaux verts,

FIG. 87. — *Ephemeropsis* (Nématococcacées); protonéma très puissant et organes feuillés très réduits.



ce qui est sans doute la vérité dans le plus grand nombre de cas. Cependant, quand on va au fond du problème, une autre origine paraît encore possible.

En effet, dès le début de la vie, il était nécessaire que les organismes autotrophes coexistassent d'emblée avec des organismes hétérotrophes, destructeurs de molécules organiques (VIALLETON). Le cycle du carbone, sans le concours de ces deux catégories d'organismes, ne pouvait s'accomplir.

Il se pourrait aussi que les premiers êtres aient possédé, à l'état en quelque sorte naissant, toutes les tendances biologiques, autotrophes et hétérotrophes, qui se sont manifestées au cours des différenciations ultérieures (BERGSON).

Il est donc possible que les Champignons dérivent, les uns d'organismes autotrophes chlorophylliens, en particulier d'Algues, sans que d'autres groupes soient *a priori* exclus, les autres des premiers êtres hétérotrophes, ou ayant eu la double tendance autotrophe et hétérotrophe.

PLANTES VASCULAIRES

PLANTES SANS GRAINES

I. — CRYPTOGAMES VASCULAIRES

Les végétaux vasculaires existent certainement depuis le Silurien sup. et sont sans doute plus anciens encore. DARRAH a fait connaître, en 1937, des spores cutinisées en tétrades dans le Cambrien de Suède, mais il n'a pas été possible d'en déterminer l'origine.

A. — NÉMATOPHYTES (PROTOTAXITALES)

Les restes de N. sont généralement considérées comme appartenant aux Phéophycées. Au moment de leur découverte, on croyait être en présence de restes de Gymnospermes, d'où le nom de *Prototaxites* donné au premier représentant connu. Depuis, on en a découvert plusieurs genres ayant vécu au Silurien et au Dévonien.

D'après de récents travaux (LANG, DARRAH), ces végétaux ne sont pas des Algues, mais des végétaux terrestres encore plus primitifs que les Psilophytinées. Cependant KRAÜSEL (1941) les considère encore comme Thallophytes.

Le genre typique est *Prototaxites* DAWSON (*Nematophycus* CARR., *Nematophyton* PENH.).

Il s'agit de fossiles bien conservés atteignant 1 m. de diamètre. Ce tronc énorme était formé par un lacs de longues cellules ramifiées par dichotomie, accompagné, dans certaines espèces, d'un réseau de tubes fins rappelant des hyphes de Champignons (fig. 88). L'ensemble rappelle assez la structure de Codiacées ou de Laminariacées. Il semble qu'il y ait, dans la topographie des tissus, une certaine zonation comparable à celle de certaines Laminaires et du tronc de nos arbres. On ne sait rien des organes de reproduction; mais la découverte d'un genre nouveau, *Nematothallus* LANG, du Silurien sup., a jeté une lumière nouvelle sur ce groupe énigmatique. Ce dernier genre avait, selon LANG,

des appendices foliacés de faible épaisseur. Sa structure anatomique était encore très simple, mais vascularisée. Il produisait des spores sphériques en tétrades et cutinisées, noyées dans les extrémités d'organes thalloïdes constituant des sortes de sporanges rudimentaires sans cavité sporogène.

Le g. *Færstia* WHITE et STADNICH. (*Sporocarpion* DAWSON) désigne des restes à structure cellulaire en faux tissu, souvent dichotomes, de quelques millimètres de longueur (fig. 89), contenant des spores peu

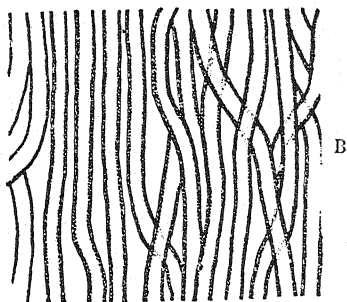


Fig. 88.



Fig. 89.

FIG. 88. — *Prototaxites*.

A : coupe transversale.
B : cupule longitudinale
(pris dans ZEILLER).

FIG. 89. — *Færstia furcata* (DAW.) WHITE et STADNICH., du Dévonien ($\times 10$; tiré de PIA et HIRMER).

nombreuses, probablement cutinisées, en tétrades, dispersées dans le tissu, comme chez *Nematothallus*. On en connaît deux espèces : *F. furcata* (DAWSON) WHITE et ST. (= *Sp. furcatum* DAWSON — *F. ohioensis* WHITE et ST.) et *F. ravenna* WH. et ST., du Dév. sup.. LANG et DARRAH rangent ce genre dans l'ordre des N.

Le g. *Protosalvinia* (*P. braziliensis* DAWSON), du Dév. sup., à structure très semblable à celle des *Færstia*, avait des fructifications implantées à la surface d'un peloton d'hyphes semblables à des filaments mycéliens.

Un autre genre intéressant, également du Dévonien moyen de Bohême, et malheureusement très mal connu, est *Stigmophyton Sturi* KRAÜS. et WEYL. Il se présente sous forme de fragments d'axes sur la surface desquels sont dispersés des corpuscules qui sont peut-être des spores. Si cette interprétation est confirmée, ce genre aurait, comme

Færstia, des sporanges internes noyés dans le tissu et non localisés au sommet des organes.

Ces structures évoquent aussi ce que nous avons vu chez *Parka* (p. 85) dont la nature algale est également douteuse, et que certains auteurs considèrent aussi comme une N.

Le genre *Melanostrophus* (Sil. inf.) rappelle les *Prototaxites*. Il est encore peu connu.

B. — PSYLOPHYTINÉES

La plupart des végétaux vasculaires les plus anciens appartiennent au groupe désigné sous le nom de Psilophytinées, végétaux qui ont joué un rôle très important dans la diversification phylétique du monde végétal.

Les découvertes récentes ont permis de délimiter le groupe avec un peu plus de précision que jadis; mais, malgré cela, les P. constituent encore un ensemble hétérogène de végétaux primitifs d'origine phylétique probablement variée, à nombreux traits communs, en raison de leur haute ancienneté et de l'uniformité relative du monde végétal d'alors — composé exclusivement de Thallophytes — dont elles sont issues.

Les P. sont connues depuis le Silurien sup., mais elles ne sont bien représentées qu'au Dévonien inf. et moyen. Certains genres (*Pseudosporochnus*) ont peut-être dépassé le Dévonien moyen. On a signalé récemment des P. dans le Dévonien sup. (*Barinophyton*).

Ces végétaux sont connus depuis longtemps, grâce à la découverte de *Psilophyton* par DAWSON, en 1859; mais ce sont surtout les travaux récents de HALLE, KIDSTON et LANG, KRAÜSEL et WEYLAND, LANG et COOKSON, qui nous ont permis de connaître la vraie nature de ces plantes.

Les P. sont des végétaux ligneux ou herbacés en touffes, sans racines, à rhizomes souterrains plus ou moins développés, garnis ou non de rhizoïdes, à tiges aériennes plus ou moins ramifiées. La ramification est dichotome ou dichotome-sympodique; les rameaux sont aphyllés, nus ou garnis d'appendices spiniformes ou de petites feuilles en alène du type Lycopode. Les sporanges sont terminaux, uniloculaires ou incomplètement biloculaires, grâce à la présence d'une columelle centrale. On n'en connaît que des espèces isosporées; mais, selon LANG, l'existence de types hétérospores n'est pas exclue.

Anatomiquement, les P. sont caractérisées par une protostèle à cordon ligneux formé d'une seule sorte d'éléments, ou à protoxylème central ou mésarche; le liber est périphérique. Les feuilles, lorsqu'elles

existent, ne sont pas vascularisées, le cordon vasculaire ne pénétrant que dans la base foliaire. Le point végétatif des espèces connues comporte un groupe de cellules apicales et non une seule.

Les *P.* actuellement connues ont été divisées provisoirement en Rhyniacées, Hornéacées, Pseudosporochnacées, Psilophytacées et Asteroxyllacées. Il faut ajouter un certain nombre de Psilophytinées encore peu connues.

La présence ou l'absence de feuilles a ici, chez ces végétaux extrêmement anciens, une grande importance.

1. — RHYNIALES

Rhyniacées.

Dans l'ensemble des plantes vasculaires bien connues, les *Rhynia* KIDST. et LANG sont les plus simples et les plus archaïques.

Les *Rh.* (fig. 90) étaient des plantes sociales jonciformes de petite taille (max. : 0,50 m.) habitant vraisemblablement des stations tourbeuses ou marécageuses.

L'appareil souterrain était un rhizome se divisant par dichotomie, pourvu de rhizoïdes jouant le rôle de racines absorbantes.

L'appareil aérien était formé de tiges dressées cylindriques, grêles (jusqu'à 6 mm. de diamètre), pourvues de stomates, dichotomes, nues, plus ou moins lisses. Certaines espèces avaient, surtout à la base, des petites protubérances interprétées tantôt comme ébauche foliaire, comme trace de poils, comme lenticelles ou comme cicatrices de chute de propagules ou de courts rameaux servant à la multiplication de la plante (P. BERTRAND, *in litt.*). Aucun ordre phyllotaxique n'y apparaît. L'aspect général des *Rh.* peut être comparé à celui d'une Algue qui serait rigide, dressée et fixée au substratum par un rhizome faisant office de crampon. Ce corps végétatif rappelle un thalle : c'est un thalle vascularisé.

Certaines tiges sont fertiles. Les sporanges (dimensions maximales : 4×12 mm.) sont terminaux. On ne sait si les rameaux sporangifères étaient spécialisés. Les *Rh.* sont isosporées et eusporangiées; les sporanges ont une assise externe cutinisée faisant fonction d'assise pro-

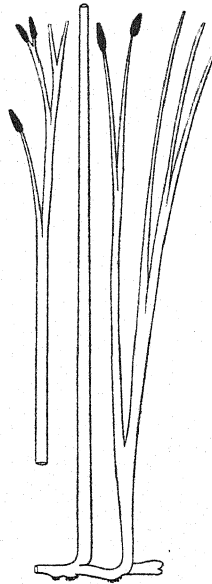


FIG. 90. — *Rhynia major* KIDST. et LANG (réduit).

tectrice et un tapis, mais aucun indice d'un mécanisme de déhiscence.

Les spores étaient du type ptéridophyte, en tétrades ou isolées, suivant les stades du développement, petites ($40\ \mu$).

On a observé plusieurs fois des spores formées dans la masse apicale même des rameaux, sans différenciation d'un sporange. Cette observation montre clairement la vraie nature morphologique des sporanges : ce ne sont que des extrémités de rameaux.

Cette structure externe, très primitive, a sa réplique dans l'anatomie.

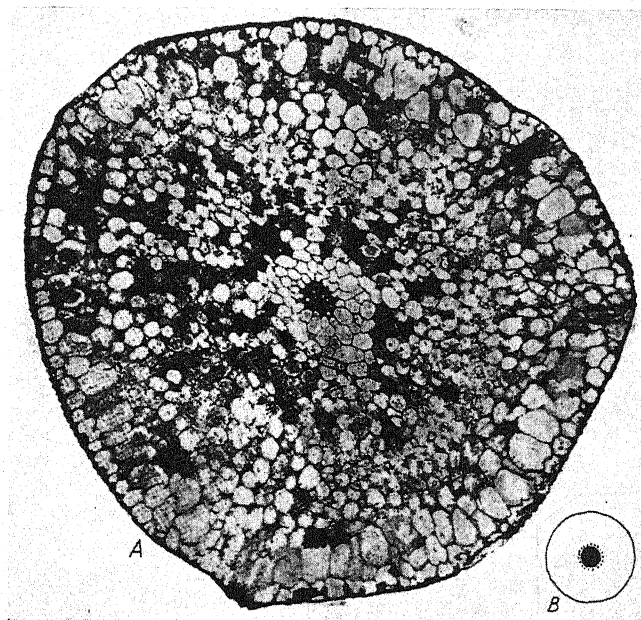


FIG. 91. — Structure de la tige de *Rhynia*.
A ($\times 75$ env.; pris dans SEWARD, Plant Life). — B : schéma.

Les *Rh.* étaient, anatomiquement, peu différenciées. Toutes les parties du corps végétatif avaient la même structure.

La figure 91 montre une coupe transversale d'un axe aérien. L'épiderme est cutinisé, peu différencié; on le distingue par la présence des stomates dont la structure est également très simple, presque indifférenciée (fig. 92).

L'écorce est abondante et formée de parenchyme à méats passant insensiblement à des cellules périvasculaires de contour plus anguleux. Ce dernier tissu, formé de cellules très allongées, représente un liber très rudimentaire. Le centre est occupé par le bois formé de trachéides

annelés et spiralés. Suivant les espèces, les trachéides sont tous semblables ou différenciés (protoxylème et métaxylème distincts).

Le g. *Rh.* comprend deux espèces très voisines, toutes deux du Dévonien inf. : *Rh. Gwynne-Vaughani* KIDST. et LANG, et *Rh. major* KIDST. et LANG. La dernière diffère de *Rh. Gwynne-Vaughani* par sa taille plus grande, par ses axes complètement lisses et par son bois différencié en proto- et métaxylème.

Genres rattachés provisoirement aux Rhyniacées :

Le g. *Hicklingia* KIDST. et LANG (*H. Edwardi* KIDST. et LANG), du Dévonien moyen d'Ecosse, est une plante en touffe de rameaux sem-

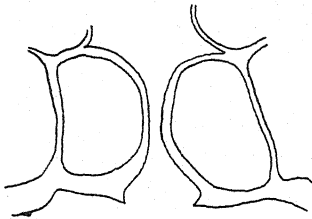


FIG. 92.

FIG. 92. — Stomates de *Rhynia major* (d'après ZIMMERMANN).



FIG. 93.

FIG. 93. — *Haliserites dechenianus* GOEPP., du Dév. inférieur. A côté, un détail des sporanges.

blables à ceux des *Rhynia*, mais à ramification à tendance monopodique et sporanges terminaux larges. Selon SEWARD, ce genre serait peut-être à rattacher à *Zosterophyllum*.

Le g. *Loganella* STOLLEY (*L. canadensis* STOLLEY), du Dévonien moyen (Old Red) des Etats-Unis, ressemble beaucoup à *Rhynia*, mais avec une plus grande taille, sa tige pouvant atteindre 1 cm. de diamètre; sa fructification est inconnue.

Le g. *Haliserites* (*Tæniocrada*) semble avoir été répandu en Europe et en Amérique du Nord. Il comprend plusieurs espèces. La plus connue est *H. dechenianus* GOEPP. Cette espèce (fig. 93) était une plante rubanée, simple, thalloïde, à organes aériens larges de 1 1/2 cm., dichotomes, à extrémités enroulées en crosse, parcourus par un fin cordon vasculaire à trachéides scalariformes. Comme on n'y a pas trouvé de stomates, on suppose que la plante était aquatique. Les spo-

ranges étaient groupés en bouquets au bout d'un ensemble de ramifications dichotomes; on pense qu'ils étaient peut-être émergés.

Cette espèce est fréquente dans le Dévonien inf. du Rhin, où elle existait en grandes quantités, mais on a cru reconnaître le genre dès le Silurien sup. (Australie). Certaines plantes fossiles, rattachées au g. *Haliserites*, sont peut-être des Algues (cf. p. 86). Le g. *Orestovia*, du Dév. moyen, est voisin de *T.*

Le g. *Zosterophyllum*, comme l'indique le nom, rappelle les Zostères (*Zostera*), Phanérogames marines de nos côtes (fig. 94).

C'étaient des plantes sociales, de petite taille, croissant en touffes; le

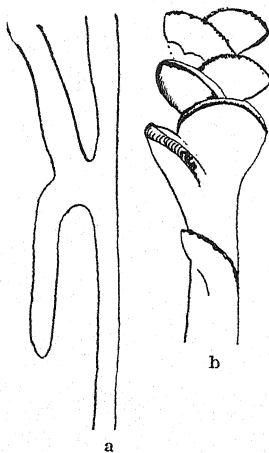


FIG. 94.



FIG. 95.

FIG. 94. — *Zosterophyllum australianum* LANG et COOKSON du Dévonien inf. d'Australie.

a: type de ramification ($\times 5$).
b: épi sporangifère ($\times 2$).

FIG. 95. — *Gosslingia* avec deux sporanges (d'après HEARD).

corps végétatif, composé uniquement de tiges, émergeait d'une petite souche confuse, peut-être stolonifère. Les tiges étaient aphylls, étroites (quelques millimètres de largeur), lisses, couchées ou dressées se ramifiant par dichotomie et en sympode. On observe fréquemment des tiges en « H » qui résultent de la direction opposée que suivent les rameaux.

La plante est nettement vascularisée. Le cordon vasculaire est très fin, avec du bois, composé de trachéides annelés. L'épiderme est cutinisé, mais on n'y a pas vu nettement des stomates, de sorte que la présence de ces organes n'est pas absolument certaine.

Les axes dressés portaient les sporanges disposés en « épis » terminaux rappelant ceux des Lycopodes. Les sporanges étaient pédicellés, réniformes, s'ouvrant tangentielllement, isosporés avec des spores de 25-30 μ de diamètre (*Z. myretonianum* PENH.).

On connaît plusieurs espèces de *Z.* Le genre a vécu au Dévonien inf.

et même déjà au Silurien (Australie) (*Z. myretonianum* et *Z. australia-num*). On l'a même signalé dans le Dévonien sup., mais ce n'est pas certain.

Psilophyton alciforme, selon SEWARD, est probablement un *Z.* Il est d'ailleurs parfois extrêmement difficile de séparer les genres *Z.* et *Psilophyton* (KRAÜSEL) (voir aussi p. 117).

Le *g. Gosslingia* est très voisin des *Z.* *G. breconensis* HEARD (Dévonien inf.) diffère de *Z.* par ses extrémités enroulées en crosse et ses rameaux sporangifères naissant à proximité des points de bifurcation dichotomique (fig. 95), par sa protostèle à vaisseaux ponctués, le protoxylème plus puissant que chez *Rhynia*, son épiderme à stomates nets, des poils insérés sur des émergences irrégulièrement distribuées (1).

On rencontre parfois à la place des rameaux sporangifères une simple ébauche ; nous reviendrons sur ce point à propos de l'étude du *g. Hostimella* (p. 124).

Enfin, signalons que certaines fructifications ressemblant aux *Z.* ont été décrites sous le nom de *Bucheria* DORF, du Dévonien inf. Les sporanges n'y sont pas disposés en spires, mais alternativement sur deux rangs.

Hornéacées.

Le *g. Horneophyton* (*Hornea*) (2), type des Hornéacées, est très voisin des *Rhynia*. Le port de *H. Lignieri* (KIDST. et LANG) BARGH. et DARR, rappelle beaucoup celui des *Rhynia* (fig. 96), mais le rhizome est tuberculeux, — articulé et vascularisé ; les tiges aériennes sont toujours lisses, dichotomes ; les sporanges sont aux extrémités des rameaux, comme chez *Rhynia*, mais souvent gémés.

Les sporanges, dans l'ensemble, sont identiques à ceux des *Rhynia*, mais l'axe, au lieu d'arrêter sa croissance au niveau des sporanges, continue de se développer et forme, dans le sporange, une sorte de columelle semblable à celle de la capsule des Mousses, mais incomplète (fig. 97). Cette columelle est parfois bifurquée dichotomiquement, comme si elle continuait à suivre sa destinée normale d'axe.

Les sporanges étaient non déhiscent, les spores cutinisées et groupées par tétrades, toutes semblables (isosporie).

(1) Ces émergences ne doivent pas être confondues avec celles dont la valeur morphologique est foliaire.

(2) Le nom d'*Hornea* ayant déjà été donné en 1877, par BAKER, à un genre de la famille des Sapindacées, BARGHOORN et DARRAH suggèrent d'appeler la plante *Horneophyton* (*Bot. Mus. Leaf. Harw. Univers.*, 1938). Ce nom doit prévaloir.

L'anatomie est très simple, semblable à celle de *Rhynia* : une pro-

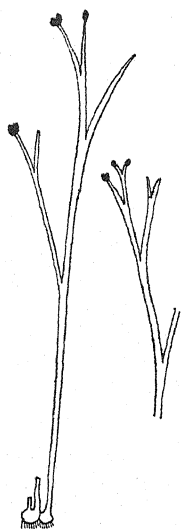


FIG. 96.

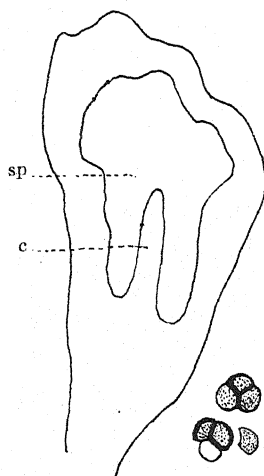


FIG. 97.

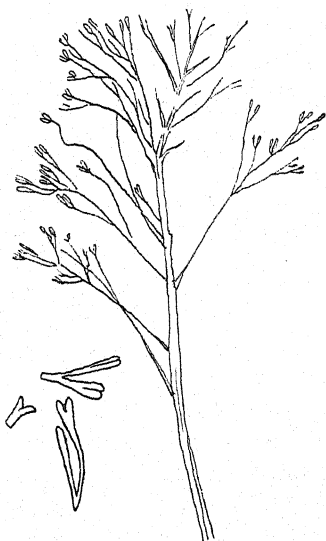


FIG. 98

FIG. 96. — *Horneophyton* (*Hornea*) *Lignieri* (KIDST. et LANG) BARGH. et DARRAH.

FIG. 97. — Sporangie d'*Horneophyton Lignieri*.

sp : cavité sporangifère.
c : columelle.

A côté, quelques spores (pris dans ZIMMERMANN).

FIG. 98. — *Pseudosporochneus Krejci* POT. et BERN., du Dévonien moyen ($\times 1$).

a : ensemble de rameaux.
b : extrémités des rameaux dilatés en sporanges ($\times 3$; pris dans HIRMER).

lostèle parcourt tous les organes aériens, mais se perd dans le rhizome. Protoxylème et métaxylème sont visibles.

2. — PSEUDOSPOROCHNALES

Pseudosporochnacées.

La famille comprend un seul genre, *Pseudosporochnus*, du Dévonien de Bohême. Ce genre paraît avoir été très répandu, puisqu'on l'a trouvé aussi dans l'hémisphère Sud, aux îles Falkland. Il est du Dévonien inf. et moyen inf.

Le g. *Pseudosporochnus* est, de toutes les Psilophytinées connues, la plus grande en taille. *P. Kreczii* POT. et BERN., du Dévonien moyen, et, peut-être, sup., est un petit arbre de 1 à 3 m. de hauteur avec une couronne de rameaux lisses dichotomes insérés à la façon d'une cime multipare au sommet d'un tronc commun, inerme et plus ou moins ridé. Les ramifications ultimes sont très fines et aplaties en forme de folioles ; certaines paraissent être différenciées en sporanges contenant des minuscules spores (fig. 98).

La base du tronc est dilatée, un peu renflée en bulbe, l'appareil radiculaire est faiblement développé. L'ensemble de ces caractères fait de *P.* la Psilophytinée aphyllé la plus hautement différenciée. Les extrémités aplaties semblent marquer une tendance vers la différenciation des feuilles. Nous aurons l'occasion d'y revenir.

L'anatomie paraît plus compliquée que chez les autres Psilophytinées, mais on n'en sait rien de précis. On y a remarqué des trachéides annelés et ponctués.

Certains fragments de *P.*, avant de pouvoir être déterminés avec précision, ont été unis au g. *Hostimella* (voir pp. 124 et 255).

3. — PSILOPHYTALES

Psilophytacées.

Le type de la famille, le g. *Psilophyton* DAWSON, est du Dévonien inf. Il est très voisin du g. *Haliserites*. Certaines formes de ces deux genres sont difficiles à distinguer (KRAÜSEL).

La définition du genre est basée sur des organes séparés supposés appartenir à la même plante. Il y a donc encore un certain doute sur la structure de ces plantes.

On suppose que *P. princeps* était une plante sociale, de 0,50 m. environ de hauteur, pourvue d'un rhizome (fig. 99). Les tiges étaient dressées, aphyllées, ramifiées par dichotomie plus ou moins régulière. à extrémités enroulées en crosse. Tronc et rameaux principaux étaient

garnis d'épines de 0,3 à 2 mm. de longueur, probablement sécrétrices (LANG) (fig. 99, c). Ces dernières ont été considérées parfois comme ébauches de feuilles, mais cette homologie n'est pas démontrée. Les rameaux nus représentent probablement les ramifications ultimes de l'individu, car ils portent souvent à leur bout des sporanges suspendus.

Les sporanges (1) étaient ovoïdes, petits (1-2 mm., \times 4-5 mm.), probablement indéhiscents, Les spores étaient toutes semblables (60-100 μ).

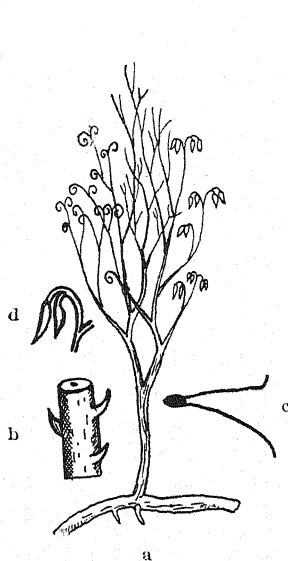


FIG. 99.



FIG. 100.

FIG. 99. — *Psilophyton princeps* DAWSON, du Dévonien inf. (d'après DAWSON).

a : aspect supposé de la plante.
b : un fragment de rameau avec ses appendices.
c : une épine fortement grossie.
d : sporanges.

FIG. 100. — *Psilophyton Goldschmidtii* HALLE, du Dévonien inf.

Du point de vue anatomique, les *P.* possédaient un cordon vasculaire protostélisque classique, avec des trachéides scalariformes (DAWSON).

Les organes aériens, sauf les épines, avaient des stomates. Les épines n'étaient pas vascularisées.

On a décrit plusieurs espèces de *P.* : *P. ornatum*, qui se distingue par ses épines; *P. Goldschmidtii* HALLE, caractérisé par des rameaux latéraux aplatis, inermes et orientés dans un même plan, comme une fronde de Fougère (fig. 100); *P. wyomingense* DORF. a des épines fines et serrées et des tiges droites non enroulées en crosse. *P. pubescens* KR. et WEYL. (Dév. moyen), à ramification dichotome et monopodique.

Le fossile décrit sous le nom de *P. Hedei* HALLE, du Silurien supérieur, n'est sans doute pas d'origine végétale (KRAÜSEL). *P. alcicorne* est probablement *Zosterophyllum* (p. 114).

(1) Ces sporanges étaient désignés sous le nom de *Dawsonites arcuatus* HALLE.

4. — ASTÉROXYLALES

Astéroxylacées.

Le g. *Asteroxylon*, genre unique, a vécu au Dévonien inférieur et moyen. On en a reconnu deux espèces : *A. Mackiei* KIDSTON et LANG, et *A. elberfeldense* KRAÜSEL et WEYLAND.

Les *A.* rappellent nos Lycopodes actuels ; mais ils pouvaient atteindre 1 m. de hauteur avec une tige principale de 1 cm. de diamètre (fig. 101).

La souche était un rhizome rampant, lisse, se ramifiant par dichotomie en donnant des pseudo-racines et des tiges. Il n'y a ni rhizoïdes, ni poils absorbants.

Les tiges aériennes sont dressées, dichotomes-sympodiques, nues à la base ou pourvues d'émergences éparses, puis entièrement couvertes — jusqu'aux points végétatifs — de petites feuilles courtes (1 cm.) et en alène, pourvues de stomates. Les ramifications ultimes étaient dichotomes, nues, grêles, et portaient des sporanges terminaux. Ceux-ci étaient piriformes à déhiscence apicale très nette, grâce à l'existence d'une assise mécanique (fig. 102). Les spores étaient toutes semblables, en tétrades, d'un diamètre de 60 μ environ, de couleur jaune, fortement cutinisées.

La structure anatomique d'*A.* est nettement plus complexe que celle des autres Psilophytinées.

Le rhizome a la même structure que les tiges de *Rhynia Gwynne-Vaughani* (p. 113), mais dès que la tige cesse d'être souterraine, l'épiderme s'épaissit, et les diverses régions anatomiques se différencient nettement en épiderme, écorce externe et interne, et cylindre central (fig. 103).

L'épiderme est cutinisé, à stomates plus compliqués que ceux des *Rhynia* (fig. 104) ; c'est un type « moderne » de stomate. L'écorce a une structure assez compliquée avec, dans sa partie interne, ses nombreuses chambres à air limitées par des trabécules cellulaires et ses méats, rappelant la tige des Sélaginelles (fig. 103, *ei*).

La stèle (fig. 105) est un cylindre libéro-ligneux dans lequel le bois est en étoile (1), — d'où le nom d'*Asteroxylon*.

Le liber tapisse le bois et en emplit les sinus. Le centre est à l'état de métaxylème ; le protoxylème est mésarche, situé dans les branches de l'étoile. La ressemblance avec l'anatomie de divers Lycopodes (*L. ser-*

(1) Ce type de stèle est connu sous le nom d'actinostèle.

ratum, *L. annotinum*, *L. pinifolium*) et de *Psilotum* (voir p. 266) est frappante.

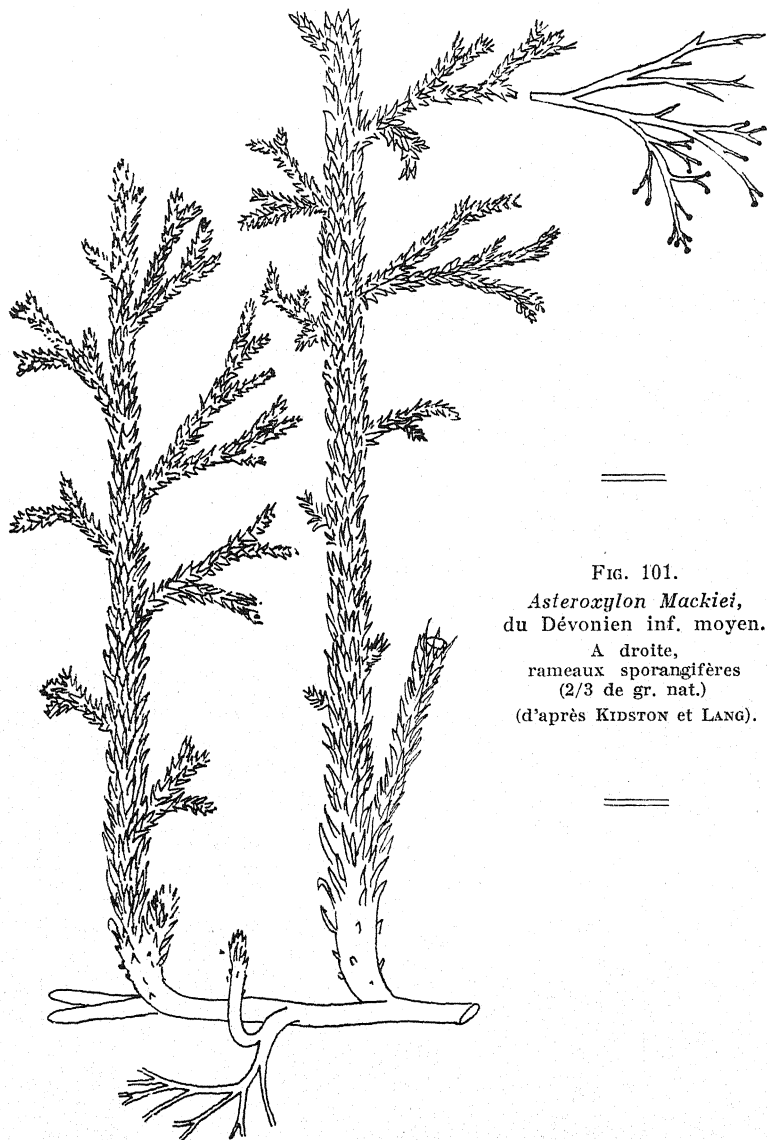


FIG. 101.
Asteroxylon Mackiei,
 du Dévonien inf. moyen.
 A droite,
 rameaux sporangifères
 (2/3 de gr. nat.)
 (d'après KIDSTON et LANG).

Le métaxylème est centripète. Les trachéides sont spiralés-annelés. Les branches émettent les traces foliaires.

Cette stèle est nettement plus évoluée que celle des *Rhynia*. La structure rhyniale n'existe que dans le rhizome d'A. La stèle étoilée de la

tige d'A. représente une étape phylétique de l'appareil ligneux vasculaire

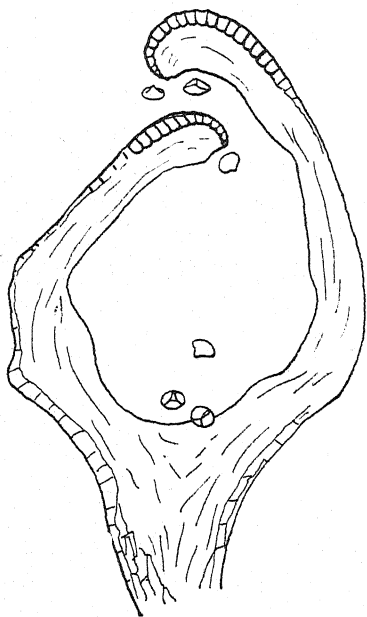


FIG. 102.

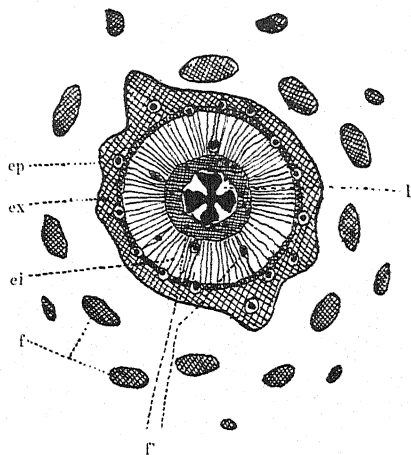


FIG. 103.

FIG. 102. — Sporange d'*Asteroxylon Mackiei* KIDST. et LANG contenant encore quelques spores (dans ZIMMERMANN).

FIG. 103. — Structure anatomique d'A. *Mackiei* (dans ZIMMERMANN).

ép : épiderme. — ex : écorce externe. — ei : écorce interne. — l : liber. — f : feuilles. — f' : traces foliaires.

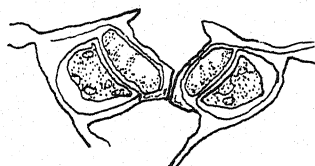


FIG. 104.

FIG. 104. — Stomates d'*Asteroxylon Mackiei* ($\times 375$; d'après ZIMMERMANN).

FIG. 105. — Détail de la stèle d'*Asteroxylon Mackiei*.

p : pôles.

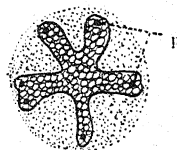


FIG. 105.

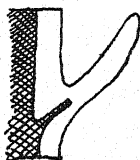


FIG. 106.

Schéma de la structure de la feuille d'*Asteroxylon* montrant la vascularisation s'arrêtant à la base de la feuille.

laire caractérisée par un déplacement du protoxylème vers la périphérie. A une étape ultérieure, cette étoile se fragmentera et produira ainsi une structure polystélisque (p. 265).

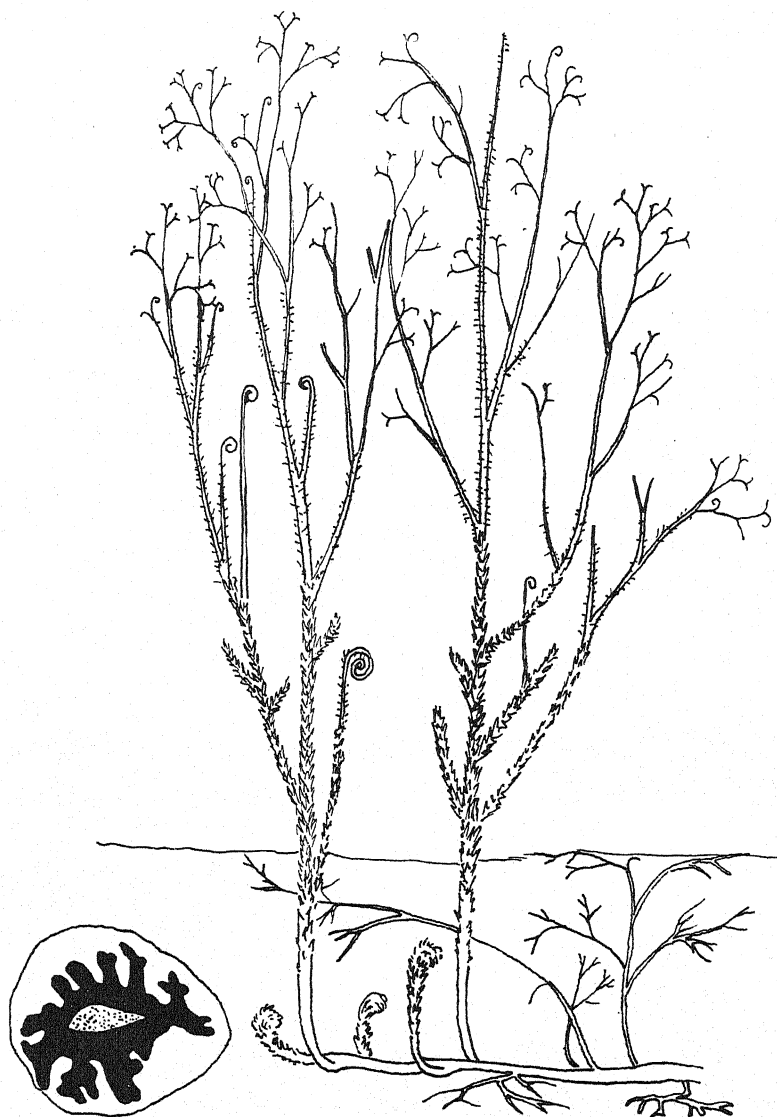


FIG. 106 bis. — *Asteroxylon elberfeldense*, du Dév. (pris dans HIRMER).
A gauche, la stèle en coupe transversale.

Nous retiendrons de ces remarques :

1° que les organes souterrains présentent toujours une structure plus attardée que les organes aériens;

2° qu'au cours du développement phylétique, les pôles ligneux

primitivement endarches émigrent vers la périphérie pour devenir mésarches, puis exarches;

3° que l'émission foliaire débute par une structure plus archaïque, rappel de la structure ancestrale, que la structure définitive.

Nous aurons l'occasion de revenir sur ces faits qui ont une portée très générale.

Les feuilles sont faites de tissu parenchymateux; le cordon vasculaire s'arrête à la base et ne pénètre pas dans le limbe. Dans les faisceaux foliaires (fig. 106), il n'y a pas de métaxylème.

Les traces foliaires se séparent suivant leur ordre phyllotaxique. Elles ont, à l'émission, une structure rhyniale, rappel de la structure ancestrale.

A. elberfeldense KRAÜSEL et WEYLAND, du Dévonien moyen, est moins bien connu (fig. 106 bis).

L'état fragmentaire de cette espèce est la cause de nombreuses confusions qui ont été commises. On a décrit des fragments des parties basses des tiges sous le nom de *Thursophyton* (1), d'autres sous celui de *Psilophyton*; des morceaux de rameaux sporangifères ont été appelés *Hostimella*.

A. elberfeldense est une espèce plus grande que la précédente. Les tiges végétatives sont plus fines et presque dénudées au sommet. Les feuilles n'ont pas de stomates. Les extrémités des sporangiophores sont enroulées en crosse. On ne connaît pas la structure des sporanges.

La structure anatomique diffère aussi. La tige, dans ses parties inférieures, a une stèle à bois étoilé, mais le centre, au lieu d'être ligneux, est parenchymateux; il y a donc une moelle (2). A un niveau moyen, elle est une actinostèle d'*A. Mackiei*. Dans les parties supérieures, enfin, il y a une protostèle typique de *Rhynia*.

En descendant des extrémités des rameaux vers la base, on rencontre donc les trois types vasculaires décrits jusqu'à présent chez les Psilophytinées : la protostèle typique à protoxylème central, la stèle pleine en étoile à protoxylème dans les branches de l'étoile et la stèle en étoile médullée. La même succession est observée, si nous montons des extrémités de l'appareil souterrain vers la tige. Le terme le plus évolué des états vasculaires d'*A. elberfeldense* est donc atteint à un niveau intermédiaire entre les extrémités des tiges aériennes et des organes souterrains, — ici à la base des tiges. Cette observation rappelle celle qu'on peut faire sur les embryons des graines où la partie

(1) SEWARD est d'avis de maintenir le g. *Thursophyton* jusqu'à ce qu'il soit démontré, par des preuves irréfutables, que ce genre est synonyme d'*Asteroxylon*. Il semble acquis que certains *Th.* sont des rameaux feuillés des *A.*

(2) On appelle *siphonostèle* une vascularisation comportant une couronne ligneuse, entourant une moelle.

intermédiaire correspondant sensiblement à la base de la tigelle est en « avance » sur les extrémités, gemmule et radicule.

La structure d'*A. elberfeldense* montre clairement les liens phylogénétiques entre la vascularisation protostélisque à pôle central, l'actinostèle et la siphonostèle.

5. — PSILOPHYTINÉES CRITIQUES OU PEU CONNUES

Le g. *Dawsonites* : *D. Ellenæ* HÆG, du Dévonien moyen (Norvège occident.), n'est connu qu'à l'état de fragments. Les parties fertiles (fig. 107, a) ou considérées comme telles, sont des organes arrondis ou



FIG. 107.

FIG. 107. — *Dawsonites Ellenæ* HÆG, du Dévonien moyen.

a : partie fertile.
b : partie stérile.

FIG. 108. — *Hostimella hostimensis*, du Dévonien moyen (pris dans ZIMMERMANN).



FIG. 108.

réniformes brièvement pédicellés et groupés en bouquets. Ces arbuscules « sporangifères » sont disposés en ordre spiralé (?) sur un axe commun orné d'épines éparses. Les parties stériles ont la même architecture, mais le dispositif dichotome des extrémités est plus visible et elles sont recourbées en crochet (fig. 107, b).

Cette espèce est, selon HÆG, probablement une Psilophytinée, mais ce n'est pas absolument prouvé. L'organisation de l'appareil sporangifère rappelle les Fougères.

Le g. *Hostimella* LANG est un autre genre mal défini. On l'a observé depuis le Silurien jusqu'au Dévonien moyen. Nous avons déjà dit que l'on a donné ce nom à certains fragments d'*Asteroxylon elberfeldense* (p. 123), de *Pseudosporochnus* (p. 117) et, peut-être, de *Gosslingia* (p. 115). KRAÜSEL et WEYLAND estiment qu'on a aussi appelé *Hostimella* des rameaux qui sont probablement des Fougères primitives (*Protopteridium* K. et W., p. 255).

Le g. *Hostimella* semble ainsi grouper de nombreuses formes sans affinités réelles. SEWARD pense qu'il est prudent d'adopter provisoirement ce genre jusqu'à plus ample information, en le réservant à des fossiles du Dévonien, montrant des axes dichotomes ou sympodiques,

lisses, portant dans le sinus de la bifurcation un organe qui est peut-être un bourgeon (*Gosslingia*) ou une ligule (fig. 108).

On a trouvé récemment dans le Silurien (Gothlandien) d'Australie deux fossiles dont la position systématique est incertaine, et que nous rangerons provisoirement aussi parmi les Psilophytinées : *Yarravia* et *Hedeia*.

Le g. *Yarravia* LANG et COOKSON comprend, à ce jour, deux espèces (*Y. oblonga* L. et C., et *Y. subsphærica* L. et C.), malheureusement très



FIG. 109.

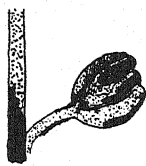


FIG. 110.

FIG. 109. — *Yarravia oblonga* LANG et COOKS., du Silurien sup. (grand. nat.; d'après LANG et COOKSON).

FIG. 110. — *Yarravia subsphærica* LANG et COOKS., du Silurien sup. (grand. nat.; d'après LANG et COOKSON).

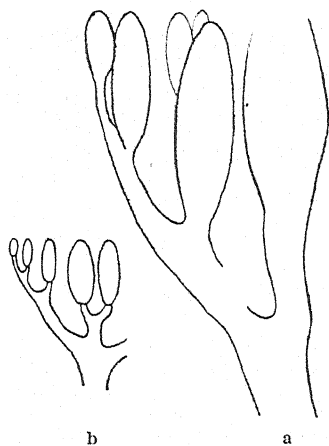


FIG. 111.

FIG. 111. — *Hedeia corymbosa* COOKS., du Silurien sup.

a : un reste d'appareil sporifère ($\times 5$; d'après COOKSON).

b : schéma (d'après HÆG).

incomplètement connues, car on n'en possède que des synanges terminaux de 1 cm. de longueur formés de 5-6 sporanges ovales-linéaires concrets, à sommets libres. Au centre, il y a un espace libre. On n'en connaît pas les spores. Les axes sont parcourus par une étroite bande (vascularisation ?) (fig. 109).

On ne peut préciser, avec des fragments aussi réduits, la nature de cette plante. Le mode de ramification n'est pas connu. Bien qu'il y ait des raisons de penser que ces sporanges sont des organes d'une Psilophytinée, il se pourrait néanmoins qu'ils représentent des microsporangies de Ptéridospermées. Ils ressemblent, en effet, aux organes reproducteurs ♂ des Whittleseyées ou d'*Aulacotheca* (1).

Y. subsphærica (fig. 110) est un synange globuleux. Les tiges qui

(1) Les microsporangies de ces Ptéridospermées sont complètement concrets et ne sont pas libres au sommet.

portaient ces sporanges étaient simples, non ramifiées. Elles étaient vascularisées.

Le g. *Hedeia* COOKS. (*H. corymbosa* COOKS.) est à la fois plus simple, ses sporanges n'étant pas concrets, et plus complexe, par ses appareils sporangifères, que *Yarravia*. Il n'est également connu qu'à l'état de sporanges. Ces organes sont disposés en un groupe rappelant un corymbe rayonnant (fig. 111); chaque sporange est courtement pédonculé, situé au bout de rameaux dichotomes ou à tendance sympodique. On ne connaît pas les spores.

Hedeia, par certains côtés, rappelle les *Psilophyton*. HALLE croit qu'il s'agit d'une Ptéridospermée.

Le g. *Aneurophyton*, du Dévonien sup., ressemble à une Fougère



FIG. 112.

FIG. 112. — Sporangie de *Sporogonites* (HALLE), du Dévonien inf. (pris dans HEG).

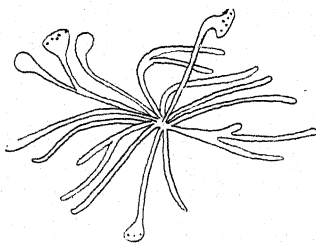


FIG. 113.

FIG. 113. — *Sciadophyton Steinnanni* KR. et WEYL., du Dév. inf.

arborescente, à tronc solide sans moelle, mais possédant un cordon central de bois primaire, trilobé comme chez *Stenomyelon* (Ptéridospermées, p. 294), mésarche, entouré de bois secondaire à trachéides ponctués et parcouru par des rayons très étroits (une seule cellule), mais très hauts (60 cellules et plus). Les organes foliaires ressemblent à ceux des Fougères, mais sont sans limbe; leur extrémité est enroulée, et leur vascularisation est identique à celle des axes.

Ces « frondes » n'avaient pas encore une nature foliaire et n'étaient pas planes. Elles étaient « caulinaires » et buissonnantes, comme celles des Fougères très anciennes, tels les *Stauropteris* (p. 204). Les sporanges étaient en groupes denses sur des frondes fertiles semblables aux frondes stériles, ovales et s'ouvrant longitudinalement, sans l'intervention d'un mécanisme de déhiscence, et contenaient des spores tétraédriques ornées d'épines. KRAÜSEL et WEYLAND pensent que ce genre était peut-être hétérospore; on n'en connaîtrait que les microsporangies.

En raison de l'hétérosporie probable, on a tendance à considérer ce genre comme une Ptéridospermée, mais cette attribution est encore très hypothétique. Etant donné son allure psilophytale très nette, il convient, jusqu'à nouvel ordre, de maintenir ce genre au voisinage

des Psilophytinées, malgré l'hétérosporie, laquelle n'est pas encore prouvée et a pu aussi exister dans ce groupe. Certains auteurs ont homologué *A. germanicum* KR. et WEYL., du Dév. moyen d'Elberfeld, avec *Eospermatopteris* (p. 284).

Le g. *Maucheria*, représenté par *M. gemundensis*, découvert dans le Dévonien inf. d'Allemagne, est connu à l'état de fragments d'un végétal arborescent orné d'émergences, comme *Psilophyton*, mais sa taille était plus grande.

Sous le nom de *Thallomia* HEARD, on a décrit des lames vertes ressemblant à des Hépatiques, mais vascularisées, trouvées dans le Dévonien.

Le g. *Sporogonites* HALLE est basé sur les restes de deux espèces, *Sp. exuberans* HALLE et *Sp. Chapmani* LANG et COOKSON, la première du Dévonien sup. de Norvège, la deuxième du D. inf. d'Australie. Ces fossiles ne sont constitués que par des sporanges pédunculés; on ne connaît rien des autres organes. Ces sporanges ont 6-9 mm. de longueur, sont ornés de sillons et pourvus d'une columelle incomplète. La moitié inférieure du sporange — caractère important — est formée de tissu stérile, la partie supérieure seule est fertile, avec une paroi formée de plusieurs assises cellulaires. Isosporé (fig. 112).

Cet organe ressemble beaucoup aux sporanges d'*Horneophyton*, mais la présence du tissu stérile abondant à la base est un caractère de Bryophyte. Aussi HALLE considérerait-il *Sporogonites exuberans* comme une capsule de Mousse (*Sphagnum*). La déhiscence, malheureusement, est inconnue, et nous ne sommes pas sûrs qu'il y en avait une. En l'absence de tout reste d'organes végétatifs, il est difficile de se prononcer sur la vraie nature de ce genre.

Le g. *Sciadophyton* KRAÜS. et WEYL. (fig. 113) est encore un peu énigmatique. *S. Steinmanni* K. et W., du Dévonien inf. d'Allemagne, était une petite plante en rosettes de tiges de 8 cm. de longueur simples, parfois dichotomes, irriguées par un cordon vasculaire très peu développé. L'extrémité de certains axes s'élargit considérablement en forme de réceptacles sur lesquels on voit des corpuscules qui sont peut-être des sporanges.

Une deuxième espèce, moins bien connue encore, a été trouvée à Gaspé (Canada).

Ce genre a été rapproché (HÆG) d'un fossile énigmatique du Dévonien inf. de l'Afrique du Sud (1), *Dutoitia pulchra*. Cette plante n'a pas d'appareil vasculaire, alors que l'espèce précédente en possède très probablement, mais elle a par ailleurs l'aspect typique d'une Psilophytinée.

(1) GOTHAN estime que les couches où ces plantes de l'Afrique du Sud ont été recueillies sont beaucoup plus récentes (sommet du Dévonien supérieur) que ne l'estiment les géologues anglais (P. BERTRAND, *in litt.*).

Bucheria (*B. ovata* DORF.), du Dév. inf., est une plante dichotome-sympodique avec appareils sporangifères distiques. *Pectinophyton norvegicum* HÆG a une organisation semblable; il est du Dév. moyen. On trouve des *P.* avec des « *Hostimella* » nus, des « *Thursophyton* » épineux et avec des restes d'*Asteroxylon elberfeldense*, ce qui est peut-être une indication.

Cooksonia LANG, du Dévonien inf., représente des plantes nues, comme *Rhynia*, à sporanges terminaux, courts et, suivant l'espèce, presque triangulaires ou ovales allongés.

Barinophyton White, du Dév. sup., a des organes de fructification serrés, en alternance sur deux génératrices.

Barinostrobus KRAÜS. et WEYL., du Dév. sup., ressemble beaucoup à *Barinophyton*, mais a des organes de fructification comme *Pectinophyton*.

Voir encore (p. 255) : Fougères de position syst. incertaine.

C. — RAPPORTS DES VÉGÉTAUX VASCULAIRES LES PLUS ANCIENS (NÉMATOPHYTES ET PSILOPHYTINÉES) AVEC LES AUTRES GROUPES DE PLANTES

L'exposé qui précède montre la grande diversité des Psilophytinées, même si nous faisons abstraction des types critiques.

Les Nématophytes sont nettement plus primitives et constituent un groupe à part de position systématique encore discutable.

Les documents paléobotaniques ne donnent aucune précision sur la parenté entre les divers genres, car on trouve réunis, dans les couches les plus anciennes à plantes vasculaires (Silurien sup.), des Nématophytes, des Psilophytinées variées et même, comme nous le verrons, des Lycopodinées (*Baragwanathia*). Nous n'avons, de plus, aucune indication sur le cycle biologique de ces végétaux. Il est permis de supposer que les Psilophytinées possédaient un cycle ontogénétique semblable à celui des Ptéridophytes actuels, en particulier des Fougères, mais peut-être à gamétophyte plus développé et même vascularisé, comme les Psilotinées. Cependant, il se pourrait aussi que les premiers végétaux vasculaires aient eu des cycles variés, comme ils le sont encore à l'intérieur de certains groupes d'Algues.

Cette hypothèse ne doit pas être exclue, puisque les végétaux vasculaires n'ont pu avoir, comme ancêtres, que des Algues.

Les Nématophytes ont encore tant de caractères d'Algues qu'elles ont été considérées pendant longtemps comme Phéophycées.

Il y a des Psilophytinées qui pourraient aussi bien être considérées

comme Algues vascularisées que comme Cryptogames vasculaires. Le g. *Haliserites* (fig. 93), avec son corps végétatif rubané, dichotome, sans racines, ni feuilles, ni stomates, en est un excellent exemple.

Il y a, par ailleurs, des Algues auxquelles il ne manque vraiment que la vascularisation pour en faire des Cryptogames vasculaires (Laminariales).

Nématophytes et Psilophytinées étant éclos au milieu d'une riche flore algale silurienne, c'est chez les Algues supérieurement organisées de cette époque qu'il convient de chercher leurs ancêtres. Lesquelles ?

BOWER, FRITSCH, HÆG, et d'autres encore, pensent que les Algues appelées supérieures (Phéophycées, Rhodophycées) sont trop différenciées pour avoir engendré des embranchements nouveaux et qu'il convient, pour cette raison, de retenir, comme ancêtres probables des plantes vasculaires, les Chlorophycées, malgré les grandes différences morphologiques qui séparent ces deux groupes. Il est certain que les types extrêmement évolués, tels les *Fucus*, à cycle biologique hautement différencié, ne peuvent être retenus comme ancêtres; mais il existe, en faveur de ce point de vue, un argument plus puissant encore : le chimisme particulier des Rhodophycées, et celui des Phéophycées, tels qu'ils apparaissent au biochimiste et au cytologiste, sont si profondément différents de celui de tous les Végétaux vasculaires connus (pigments surnuméraires; absence d'amidon ou amidon aberrant; glucides spéciaux, etc...) qu'il est impossible d'admettre que ceux-ci pourraient dériver de celles-là; au contraire, la biochimie des Chlorophycées est sensiblement identique à celle des Bryophytes et des plantes vasculaires. On est ainsi conduit à penser que les Végétaux archégoniés, et notamment tous ceux pourvus de vaisseaux, dérivent d'Algues vertes; or, le groupe actuel des Chlorophycées ne comporte aucun type morphologique aussi différencié que ceux dont les Phéophycées et Rodophycées nous offrent tant d'exemples; on pourrait donc supposer que seuls subsistent aujourd'hui les types d'Algues vertes sans avenir évolutif, ou ceux ayant évolué dans des limites étroites (telles les limites de la famille : p. ex. les Dasycladacées), les autres ayant disparu en donnant naissance aux divers phylums primitifs de végétaux archégoniés.

La grande variété d'emblée des Psilophytinées indiquerait une origine multiple ou polyphylétique de ces végétaux.

Cette hypothèse nous paraît plus plausible que celle qui admet que les Rhyniales sont la souche de toutes les Psilophytinées, ou qu'elles représentent (SEWARD) des formes déjà réduites et dégradées.

Examinons les rapports des Psilophytinées avec les autres groupes végétaux que les Algues : *Horneophyton*, *Thallomia*, *Sporogonites* rappellent beaucoup les Bryophytes. Aussi CHURCH et CAMPBELL regardent-

ils les Rhyniales comme des Bryophytes primitives. Selon HABERLANDT,

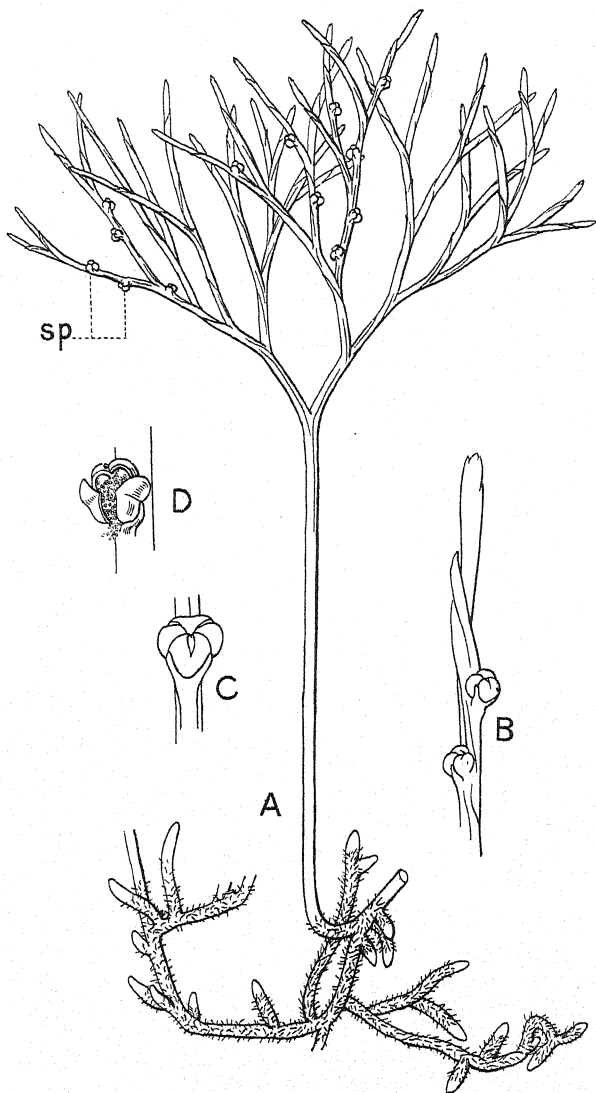


FIG. 114. — *Psilotum triquetrum*.

A : plante entière (1/4 gr. nat.). — B : rameau sporangifère. — C : synange fermé.
D : synange ouvert. — sp : synanges (d'après P. BERTRAND, inédit).

les Mousses représenteraient une descendance dégradée des Psilophytinées.

Nous avons indiqué précédemment (pp. 104 et suiv.) les faits qui

militent en faveur d'une descendance directe de ces végétaux à partir d'Algues.

Mais le rôle des Psilophytinées paraît avoir été extrêmement important dans la genèse des végétaux vasculaires, car il paraît évident que tous les autres Cryptogames vasculaires et les plantes à ovules sont directement issues d'elles. Les Psilophytinées sont ainsi la souche du monde végétal moderne. Ces relations seront discutées dans les chapitres suivants.

Parmi les Cryptogames vasculaires vivants, ce sont les Psilotinées qui évoquent le mieux les Psilophytinées. Elles en sont peut-être les plus proches descendants en même temps que les derniers représentants.

Les Psilotinées, ainsi qu'il ressort de leur organisation, constituent un petit groupe sûrement très ancien (1). Elles comprennent une seule famille (Psilotacées) composée des deux genres *Tmesipteris* BERNH. et *Psilotum* Sw., le premier habitant l'Australie et la Polynésie, le second les régions intertropicales des deux mondes. Chacun ne comprend qu'une espèce.

Les affinités de ce petit groupe sont très discutées. On a envisagé successivement les Lycopodinées, les Filicinées, les Sphénophyllales, les Noëggérathiales, etc.

Psilotum triquetrum a un gamétophyte bisexué, massif, ramifié, ayant la forme d'un petit rhizome et vascularisé. Ce dernier fait est très remarquable. Le sporophyte (fig. 114) est un rhizome dichotome sans racines portant des tiges dressées, se divisant de nombreuses fois dichotomiquement, éparses, garnies de petites feuilles, en écailles. Tiges et rhizomes sont peu différenciés, car des rhizomes mis à nu peuvent évoluer directement en tige.

Les Psilotinées sont eusporangiées, isosporées. Les sporanges (fig. 115) sont brièvement pédonculés, au début terminaux, puis légèrement déplacés sur l'axe, en synanges vascularisés de trois sporanges, entourés de deux feuilles, à déhiscence apicale, à spores ovales, non tétraédriques.

Anatomiquement, on constate, dans les rhizomes, un faisceau bipolaire ou une étoile de trois branches. La tige, par contre, a une actinostèle plurilobée, comme chez *Asteroxylon*, mais à protoxylème exarche et non mésarche (2), et le centre de la stèle occupé par du sclérenchyme fibreux et non par du métaxylème. L'épiderme est pourvu de stomates du type gymnosperme.

Les écailles-feuilles sont généralement dépourvues de cordon vasculaire (le cordon vasculaire s'arrête à la base, comme chez *Asteroxylon*) ou ne sont irriguées que par un filet très faible et mésarche.

(1) On n'en connaît pas de fossiles.

(2) Exceptionnellement, cependant, le protoxylème peut être mésarche, comme chez *Asteroxylon*.

L'appareil sporifère a été diversement interprété.

On peut invoquer en faveur de la nature foliaire le fait que l'avortement du sporange est accompagné de la fusion des deux petites feuilles; le sporangiophore bifide serait donc l'homologue d'un sporo-

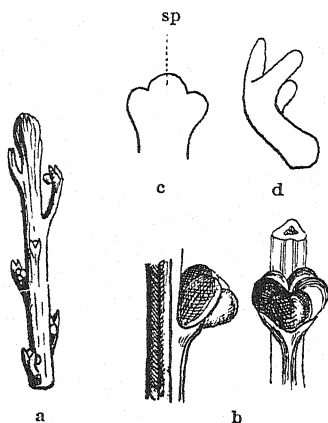


FIG. 115.

Psilotum triquetrum.

a : extrémité de rameau.

b : synanges.

c, d : deux stades successifs du développement de l'appareil sporifère montrant la position terminale initiale du sporange (sp : jeune sporange) (d'après VELENOWSKY et GÖBEL).

phylle simple de Lycopode, avec un sporange non pas axillaire, mais épiphylle.

Une autre manière de voir interprète l'appareil sporangifère comme un appareil caulinaire, en raison de la naissance terminale du sporange et de l'apparition des « feuilles » à un niveau légèrement infé-

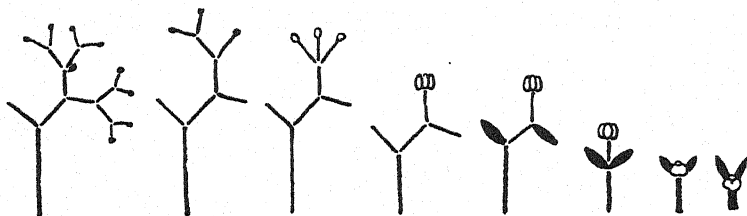


FIG. 116.

Schéma montrant le passage d'un appareil sporangifère de Psilophytinée à celui de *Psilotum* (original).

rieur du point où se différencie le sporange (fig. 115) et de certaines anomalies. La Paléontologie est en faveur de cette hypothèse.

Le schéma ci-dessus (fig. 116) montre comment on peut faire dériver l'appareil sporifère des *Psilotum* de celui des *Rhynia* ou d'*Asteroxylon*.

De telles contractions morphologiques sont, comme nous le verrons, fréquentes au cours du développement de lignées phylétiques; elles ont joué un rôle très important dans la genèse des formes. Cette interprétation est très voisine de celle de SAHNI, lequel admet que le synange

et les feuilles représentent deux verticilles, l'un stérile, l'autre fertile.

P. triquetrum a une organisation de Psilophytinée, mais modernisée par des contractions morphologiques et des modifications anatomiques. L'ascendance, certainement très lointaine, de ce groupe explique les traits que les Psilotinées ont en commun avec les autres groupes anciens de Cryptogames vasculaires.

Les Psilophytinées permettent de comprendre la structure générale des végétaux. Les *Rhynia*, par exemple, sont constitués par un enchaînement de membres qui se ramifient par dichotomie. C'est l'organisation morphologique fondamentale des végétaux, véritable *thème* dont les formes végétales infiniment diverses produites au cours des temps ne sont que des variantes comparables aux variations musicales sur une mélodie fondamentale. Ces membres élémentaires ont, à l'origine, une structure anatomique qui rappelle celle de la tige : d'où le nom de *cauloïdes* qui leur a été donné par LIGNIER, terme synonyme de *télome* (ZIMMERMANN).

Au cours de la phylogénèse, ils sont devenus les divers organes des plantes. Les contractions, concrescences et la *foliarisation* ont joué un rôle capital dans ces phénomènes phylogénétiques. Une branche stérile d'une fourche dichotomique ou un rameau-sporange de *Rhynia*, les extrémités aplaties de *Pseudosporochnus*, un sporange de Fougère, une lanière de la feuille de *Sphenophyllum myriophyllum*, etc., sont des télomes rigoureusement homologues.

L'organisation végétale est donc essentiellement un assemblage d'axes modifiés et diversement combinés par la phylogénèse.

Les télomes souterrains sont, de toutes les parties du végétal, ceux qui se sont modifiés le moins.

Ils ont conservé leur structure à symétrie rayonnante, et cette anatomie se figera dans la structure de la racine. Cet organe présente, chez les végétaux actuels, comme l'a si justement observé CHAUVEAUD, une structure attardée, largement dépassée par les organes aériens.

En ce qui concerne la feuille, les Psilophytinées montrent deux origines possibles : l'une, certaine, est dans la *foliarisation* des télomes (*Pseudosporochnus*) ; l'autre, hypothétique, évoquée par les feuilles d'*Asteroxylon*, est appendiculaire.

Ces questions seront encore débattues dans les chapitres suivants.

D. — LYCOPODINÉES

Les L. sont des végétaux à ramification dichotomique parfois plus ou moins modifiée, généralement pourvus de racines vraies, à tiges herbacées dans les espèces actuelles, mais arborescentes (tronc) chez

beaucoup d'espèces fossiles, très courtes et pseudobulbeuses dans le genre *Isoetes*. Certaines espèces étaient de très grands arbres (*Lepidodendron*). Les feuilles sont généralement petites, souvent en alène, plus rarement allongées (*Sigillaires*, *Isoetes*), toujours simples, sauf dans de rares genres (*Protolpidodendron*), recouvrant densément les tiges. Certains groupes (Lépidodendracées, Sélaginellacées, etc.) ont des feuilles pourvues d'une ligule.

Les L. sont isosporées ou hétérosporées, eusporangiées. Les sporanges sont généralement à l'aisselle de feuilles et souvent groupés en épis. Les spores donnent naissance à un prothalle plus ou moins développé et autonome. On observe chez ces végétaux une tendance très nette à former des ovules.

Les Lycopodiniées ne sont plus nombreuses aujourd'hui; mais elles étaient un élément essentiel des flores paléozoïques, surtout de l'hémisphère septentrional. Elles constituent un élément important de la flore houillère. Les premières datent du Silurien sup.. Au Carbonifère sup., leur développement était maximum. Dès le Secondaire, leur rôle dans la flore diminue. Beaucoup de groupes, en particulier les Lépidodendrons, si nombreux auparavant, ne pénètrent pas dans l'ère mésozoïque.

La classe comprend 5 ordres, auxquels il faut ajouter un certain nombre de végétaux de situation systématique inconnue. La plupart de ces ordres ne sont représentés aujourd'hui que par une seule famille; le temps y a creusé de grands vides.

1° *Lycopodinées* anciennes plus ou moins isolées.

2° *Lépidophytales* : Lépidodendracées, Sigillariacées, Bothrodendracées, Isoétacées (1 genre, 70 espèces).

3° *Lépidospermales* : Lépidocarpacées, Miadesmiacées, Sélaginellacées (1 genre, 800 espèces).

4° *Lycopodiales* : Lycopodiacées (2 genres, 200 espèces).

5° *Pleuroméiales* : Pleuroméiacées.

Trois familles seulement (Isoétacées, Sélaginellacées, Lycopodiacées) sont représentées dans la flore actuelle.

Elles sont dispersées sur le monde entier.

1. — LYCOPODINÉES ANCIENNES ET PLUS OU MOINS ISOLÉES

Nous réunissons ici un certain nombre de membres de la classe des L., presque tous antécarbonifères, encore trop peu connus ou trop mal conservés pour recevoir une attribution systématique plus précise. Ce groupe est donc artificiel.

La Lycopodiniée la plus ancienne que nous connaissions a été décou-

verte dans le Silurien sup. d'Australie. Elle a été décrite en 1935, par LANG et COOKSON, sous le nom de *Baragwanathia longifolia*.

Cette plante rappelle beaucoup les Lycopodes actuels à longues feuilles (par ex. *L. mandioecanum* RADDI), mais a des tiges plus grosses. C'était probablement un Lycopode herbacé géant (fig. 117).

Les tiges ont un diamètre de 1-2 cm. de diamètre (extrêmes connus : 4-5 cm.); elles se ramifient par dichotomie et sont densément recouvertes de



FIG. 117.



FIG. 118.

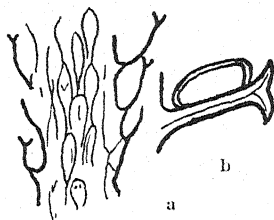


FIG. 119.

FIG. 117. — Portion d'un axe feuillé de *Baragwanathia longifolia* (gr. nat.; d'ap. LANG et COOKS.).

FIG. 118. — Sporangé et épine de *Drepnophycus* (pris dans HEG.).

FIG. 119. — *Protolopidodendron Scharyanum* POT. et BERN.
a : fragment de tige ($\times 4$; d'après POT. et BERN.).
b : sporangé (pris dans HEG.).

feuilles simples, linéaires, aiguës, de 4-7 cm. de longueur, plus ou moins disposées en ordre spiralé, vraisemblablement souples.

La plante était fixée au sol par des rhizomes sur lesquels on a trouvé des traces de feuilles et des organes rappelant beaucoup les racines.

Les sporanges étaient probablement disposés comme chez *Lycopodium Selago*, mais certains étaient sans doute sessiles sur l'axe. Les deux modes d'insertion paraissent possibles, mais LANG et COOKSON font remarquer que tous ces fossiles ne sont peut-être pas des *Baragwanathia*.

Les sporanges étaient réniformes, de 2 mm. de diamètre. Les spores, mal conservées, avaient 45 à 55 μ de diamètre. La plante, sans aucun doute, était isosporée.

Les B. avaient un appareil vasculaire protostélisque très net. La stèle caulinaire était très semblable à celle d'*Asteroxylon*, circulaire, avec un xylème étoilé, mais il n'a pas été possible d'y distinguer protoxylème et métaxylème. En coupe longitudinale, on voit des trachéides annelés très longs. Les tissus non ligneux n'ont pas été préservés. Le liber emplissait vraisemblablement les sinus et formait ailleurs une mince enveloppe entourant toute la stèle. On ne sait rien de l'épiderme.

La stèle caulinaire émettait des cordons foliaires. Les sorties n'ont pu être observées avec précision. Les feuilles, contrairement à ce que nous avons vu chez *Asteroxylon*, étaient complètement vascularisées.

Le g. *Drepanophycus* GÖPP. (*D. spinæformis* GÖPP. = *Arthrostigma gracile* DAWSON) a été trouvé dans le Dévonien inf. de différents points de l'Hémisphère boréal et en Australie, où il voisine parfois avec des *Baragwanathia*. Cette plante a nettement un aspect psilophytal, et certains fragments isolés sont difficiles à distinguer des *Psilophyton*.

D. spinæformis est représenté par des tiges dichotomes, qui étaient probablement fixées par un rhizome. Les organes aériens sont épineux. Les épines ressemblent à celles du Rosier. Elles sont remarquables, parce qu'elles possèdent un cordon vasculaire protostélisque de vaisseaux annelés. Les traces foliaires dans la tige sont doubles (HALLE).

Les sporanges sont arrondis, fixés par un pédoncule extrêmement court à la face supérieure des épines (fig. 118); le diamètre des spores est de 26-45 μ .

Le g. *Protolépidoendron* POT et BERN. groupe plusieurs espèces qui, d'ailleurs, ne lui appartiennent peut-être pas toutes. *P. Scharyanum* KREJCI, du Dévonien moyen, était une espèce probablement herbacée. Elle avait le port d'un Lycopode actuel, un peu plus puissant cependant, avec ses tiges de 2 cm. de diamètre. Celles-ci étaient obscurément ornées d'écussons paraissant annoncer ceux des Lépidoendrons anthracolithiques. Les feuilles, nombreuses et disposées en ordre spiralé, étaient courtes (6-8 mm. de longueur) et fourchues, ce qui distingue nettement le genre. Sur les tiges fertiles, les feuilles étaient plus espacées. Les sporanges étaient fixés sur la face supérieure des feuilles bifides et peltées (fig. 119).

P. wahnbachense KRAÜS. et WEYL., du Dévonien inf., est très voisin de l'espèce précédente. Feuilles profondément bifides.

Les tiges de ces Lycopodes sont pourvues d'une protostèle triangulaire, sans doute mésarche.

Les P. ont, comme l'a vu HALLE, des traces foliaires doubles.

D'après P. BERTRAND, les *Helenia* décrits par ZALESSKY, du Dévonien sup., sont probablement des Lépidoendrons. Il en est sans doute de même du g. *Heleniella* ZAL.

GOTHAN et ZIMMERMANN ont décrit *Eleutherophyllum mirabile*, à feuilles bifides, du Culm; ce seraient des épis fructifères de Protolépidoendrons, mais peut-être d'une Articulée.

Les mêmes auteurs signalent aussi *Zimmermannia eleutherophylloides*, du

Dévonien sup.; cette plante serait intermédiaire entre *Protolepidodendron* et *Eleutherophyllum* (1).

Le g. *Barrandeina* POT. et BERN., du Dévonien moyen, se rattache aux Protolépidoendrons par ses feuilles en ordre spiralé et bifurquées; mais ces feuilles sont longues (jusqu'à 7 cm.) et plurinerviées. Il est peu probable que ce genre appartienne à la classe des Lycopodiniées. P. BERTRAND fait observer que, seul, le pétiole et, parfois, la base des limbes, sont conservées; on peut donc hésiter, quant à l'attribution systématique, entre Ginkgoales et Lycopodiniées. Peut-être les *Barrandeina* sont-elles des Næggerathiales, c'est-à-dire des plantes voisines des Articulées.

Le g. *Duisbergia* KRAÜS. et WEYL., énigmatique aussi, se rattache également, par ses feuilles bifurquées, aux Protolépidoendrons, mais l'anatomie rappelle les *Cladoxylon*, et la feuille a un limbe plus large qui fait penser à certains *Psymophyllum* (voir p. 364). Ajoutons encore ici le g. *Sterzelia* GOTHAN, du Culm.

Les g. *Blosenbergia* GALLW. et GOTH., du Dév. sup., et *Protolepidodendropsis* GOTH. et ARNOLD, du Dév. moyen, sont des L. à allure nettement psilophytale.

Au Dévonien sup. (et pendant tout le Carbonifère), nous avons le genre *Cyclostigma* HAUGHT. (2) :

Ce sont des arbres atteignant 8 m. de hauteur, à couronne abondamment ramifiée par dichotomie. Les troncs montrent une ornementation de stries réticulées, mais pas de coussinets. Les cicatrices foliaires sont très petites, plus ou moins triangulaires et habituellement disposées en ordre spiralé, parfois verticillé. Les feuilles sont étroites, linéaires, relativement très longues (10 cm.) et plus ou moins arquées-dressées.

Les sporanges étaient groupés en épis terminaux (sous-genre *Eu-Cyclostigma* : *C. Kiltorkense* HAUGHT., du Dévonien sup. et du Carbonifère inf.), ou sur des feuilles éparses, comme chez *Lycopodium Selago* (s.-g. *Pinacodendron*). Les formes appartenant à ce dernier sous-genre sont plus récentes (Carbonifère sup.).

Les C. sont hétérospores, avec des épis sporangifères bisexués.

HIRMER rapproche encore des C. les genres *Asolanus* WOOD et *Protasolanus* HÖRICH de l'Anthracolithique, genres peu connus, à empreintes foliaires indistinctes.

Le g. *Archaeosigillaria* KIDST. est du Dévonien sup. Il compte 2-3 espèces; la plus connue est *A. primaeva* WHITE.

Celle-ci est un arbre non ligulé, à tronc peu ramifié et fortement dilaté à la base. L'appareil souterrain est simple, sans *Stigmaria*. Les racines sont directement insérées sur la base dilatée de la tige; elles ont laissé de grosses cicatrices.

Le tronc est puissant (jusqu'à 5 m. de longueur et 40 cm. de diamètre), orné de coussinets foliaires de Lépidophytales; mais, dans la partie inférieure, l'ornementation est du type Sigillaire (groupe *Rhytidolepis*), alors que les parties élevées sont celles de Lépidodendrons (type *L. aculeatum*).

(1) En raison des circonstances, je n'ai pu me procurer les mémoires de G. et Z. traitant de ces deux genres.

(2) Ces végétaux occupent une place importante dans certains dépôts houillers; ils constituent, par exemple, les plus anciennes couches de l'île des Ours.

Le tronc était feuillé presque jusqu'à la base; les feuilles étaient petites, non ligulées, longues de 3 cm. environ, arquées-dressées, dilatées à la base. On ne connaît pas l'appareil sporifère.

Le g. *Gilboaphyton* ARNOLD, du Dévonien moyen, rappelle *Archæosigillaria*.

Le g. *Leptophloeum* DAWSON, du Dévonien sup. aussi, est caractérisé par des feuilles ligulées, en verticilles alternants, insérées sur des coussinets foliaires hexagonaux-transversaux, à cicatrice centrale-transversale. Les feuilles étaient probablement en écussons et non linéaires.

Citons, pour terminer, le g. *Marcesia* (*M. rhomboidea* JONGM. et GOTH., du Stéphanien de Sumatra), remarquable par un ensemble de caractères qui n'existent ni chez les Lépidodendrons, ni chez les Sigillaires. La plante est encore mal connue; elle est plus ou moins arborescente.

2. — LÉPIDOPHYTALES

L'ordre des L. comprend quatre familles : Lépidodendracées, Sigillariacées, Bothrodendracées et Isoétacées.

Tandis que les Isoétacées sont de petites herbes appartenant à la flore actuelle, les trois autres familles groupent des Lycopodes arborescents, pouvant atteindre 30 m. de hauteur et 2 m. de diamètre, et sont toutes paléozoïques, sauf rares exceptions (*Grammaephlois*, p. 160). Ce sont des végétaux à tronc simple, à couronne plus ou moins richement ramifiée par dichotomie, ou montrant une tendance plus ou moins marquée vers l'ordre sympodique ou monopodique. Un puissant appareil souterrain, à ramification identique à celle des tiges aériennes et garni de racines, fixait les arbres au sol; il est connu sous le nom de *Stigmaria* ou de *Stigmariopsis*.

Les feuilles sont très nombreuses; leurs bases plus ou moins persistantes constituent des coussinets foliaires caractéristiques. Elles sont toujours simples, jamais dichotomes.

Les L. sont toutes ligulées; les ligules sont situées dans une fossette située sur le coussin foliaire, sauf dans la partie fertile, où elle est insérée sur le limbe du sporophylle et dégagée. Elles sont homo- ou hétérosporées.

Les sporophylles sont groupés en épis rappelant le cône des Conifères.

On ne sait rien de l'embryologie des L., mais il est possible de déduire de l'organisation générale de ces végétaux, ainsi que des faits observés chez les Lycopodiales actuelles, que chez les Lépidodendracées et groupes voisins,

les deux moitiés résultant de la première division de l'œuf avaient les mêmes potentialités morphogènes, ce qui se traduit par un développement symétrique des organes aériens et souterrains ; l'appareil souterrain est, en effet, comme nous le verrons, rigoureusement homologue de la partie aérienne.

Chez les Sélaginelles, Lycopodes, Isoetes actuels, à structure asymétrique en comparaison des Lépidophytales arborescentes fossiles, chaque moitié de l'œuf a des qualités morphogènes spéciales. Mais, celle qui a la propriété d'engendrer les organes aériens est tantôt la moitié supérieure (du côté du col de l'archégone) (*Isoetes*), tantôt la moitié inférieure, basale, de l'embryon (*Selaginella*, *Lycopodium*). Les deux parties ont, comme on voit, théoriquement, les mêmes possibilités ; il est donc permis de penser qu'elles les avaient en fait primitivement.

Anatomiquement, beaucoup de L. étaient remarquables par leurs formations secondaires puissamment développées.

Les organes souterrains des Lépidophytales fossiles.

Les organes souterrains des L. sont connus sous les noms de *Stigmara* BRONGT. ou de *Stigmariopsis* GR. EURY, ce dernier genre représentant, en majeure partie, des appareils souterrains de Sigillaires. Les organes souterrains des Bothrodendracées ont également une forme stigmarioïde, mais ne peuvent être attribués avec certitude à leur propriétaire. Nous n'étudierons donc ici que ceux des Lépidodendracées et Sigillariacées.

Les *Stigmara* sont l'élément principal des « murs » des dépôts houillers. Ces formations donnent une idée des forêts carbonifères.

Stigmara BRONGT.

Les *St.* sont des organes très étalés, puissants, à rayon pouvant atteindre 12 m. Il s'agit d'un ensemble de rhizomes rigoureusement dichotomes, portant, en ordre spiralé, les « racines » appelées *appendices*.

La division des première et deuxième paire de ramifications ayant lieu à courte distance du tronc, on observe, autour de celui-ci, une couronne de 4 à 8 rhizomes (fig. 120).

Les « racines » (appendices) étaient presque toujours simples, très rarement dichotomes ; elles atteignaient 40 cm. de longueur et laissaient, après la chute, des cicatrices caractéristiques, arrondies et à centre ombiliqué (fig. 121).

La structure anatomique des *St.* comporte un cylindre vasculaire entourant une moelle, avec du bois primaire exarche, mésarche ou endarche et des formations secondaires centrifuges (fig. 122, 123). Le bois primaire, dans certains *St.* (*St. ficoides* BRONGT.), est très peu

développé, de telle sorte qu'il y est réduit au seul protoxylème centrifuge (fig. 123).

St. ficoides est endarche; la structure évoque alors celle des arbres

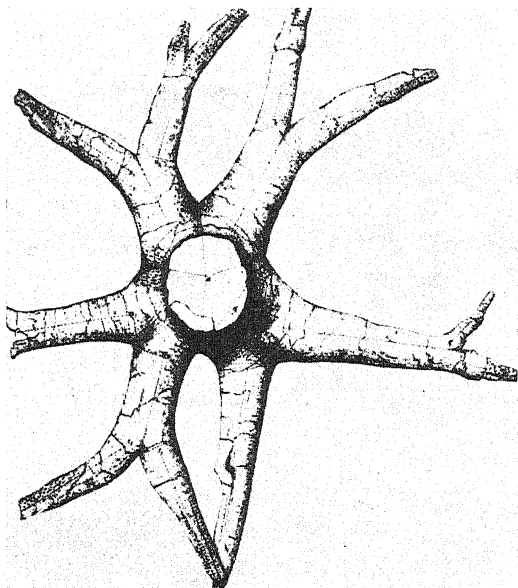


FIG. 120.

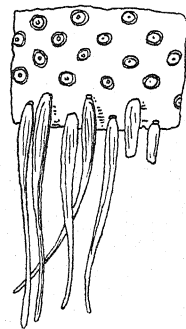


FIG. 121.

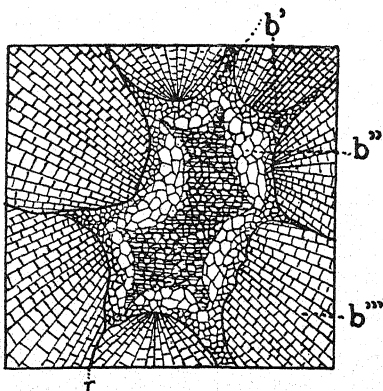
FIG. 120. — *Stigmara ficoides*, du Carb. sup. (d'après POTONÉ, pris dans HIRMER).

FIG. 121. — Racines (appendices) de *Stigmara ficoides* STERNBG. (pris dans ZEILLER).

actuels, où le métaxylème ne se forme plus, quand il y a des formations secondaires. D'autres sont nettement mésarches-exarches (fig. 122).

FIG. 122. — Partie centrale d'une coupe transversale de *Stigmara* (d'après RENAULT).

b' : protoxylème.
b'' : métaxylème centripète.
b''' : bois secondaire.
r : rayon médullaire.



La moelle est plus ou moins creuse, suivant l'âge de l'organe. Le bois paraît parfois décomposé en un certain nombre de faisceaux, mais, en

réalité, le manchon ligneux n'est pas rompu; il doit cet aspect à des

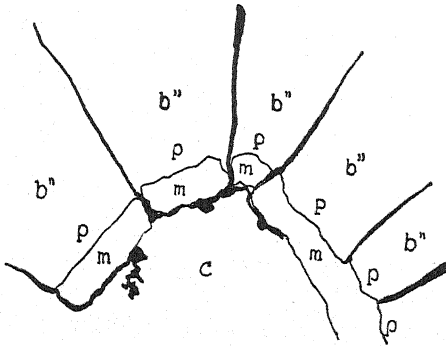


FIG. 123.

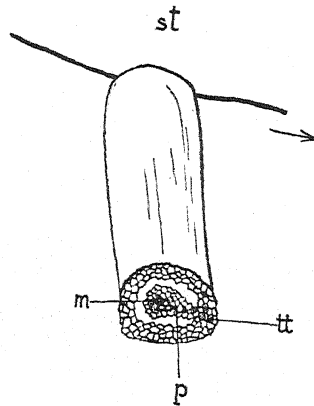


FIG. 124.

FIG. 123. — Schéma de la structure de *Stigmaria ficoides*.

Le protoxylème endarche (p), bordé par des restes de la moelle (m), passe directement au bois secondaire (b''). Il n'y a pas de métaxylème. — c : creux central (schématisé d'après HIRMER).

FIG. 124. — Coupe à travers une « racine » pour montrer l'orientation des éléments anatomiques.

→ : vers la région apicale de la branche de *Stigmaria* portant ces racines.

p : protoxylème.

m : métaxylème centrifuge.

tt : tissus de transfusion.

st : *Stigmaria* émettant la racine.

FIG. 125. — Détails des « appendices » des *Lepidodendrons*.

p' : pôle ligneux.

pf : protoxylème centrifuge.

pc : métaxylème centripète.

m : métaxylème centrifuge.

ea : espèce aérifère.

e : écorce externe (en 2 zones).

i : écorce interne.

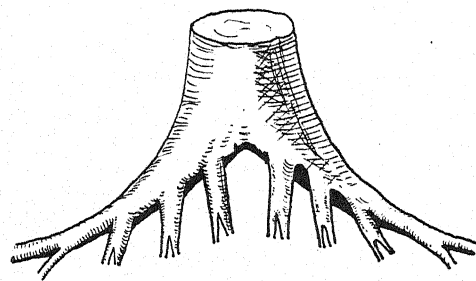


FIG. 125 bis.

Le liber coiffait le métaxylème, non le protoxylème (voir texte, p. 142).

FIG. 125 bis. — *Stigmariopsis* GRAND'EURY (pris dans HIRMER).

rayons médullaires primaires et secondaires très réduits, hauts de quelques assises cellulaires seulement.

Le protoxylème est spiralé. Le métaxylème et le bois secondaire sont scalariformes, avec ponctuations sur les parois radiales et tangentielles.

L'écorce a une assise génératrice formant de l'écorce secondaire. L'écorce interne primaire est très lacuneuse.

Les *appendices* (*St. ficoides*) naissent sous chaque rayon médullaire et le suivent au début. Ils ont un seul faisceau endarche (fig. 124, 125). Le métaxylème, qui n'entoure pas complètement le protoxylème, n'est pas homogène; la partie centripète est à l'état de tissu de transfusion (fig. 125) (1). Le bois tire son origine du protoxylème du *Stigmaria*.

Cette structure dérive d'une protostèle à protoxylème central, mais dont le métaxylème a subi des réductions considérables et est, en partie, à l'état de tissu de transfusion.

Le bois tire son origine du protoxylème de *St.* Pendant son parcours dans le *St.*, l'appendice a un peu de bois secondaire.

Le liber coiffe le métaxylème et déborde de chaque côté, mais sans entourer le bois.

Autour des éléments conducteurs existe un parenchyme que l'on peut qualifier de *cortical*, bien qu'aucune frontière ne le délimite vers l'intérieur. Les parties interne et externe de ce parenchyme sont séparées par un espace aérifère franchi par un ou plusieurs ponts cellulaires.

On peut rapprocher la structure de cette stèle de celle d'un *Rhynia* dont le métaxylème et le liber, au lieu d'entourer complètement le protoxylème, seraient polarisés et dont une partie du métaxylème serait à l'état de tissu de transfusion.

Un fait remarquable mérite d'être signalé. Les écorces de l'appendice et du *St.*, au cours de la sortie de la racine, forment un tissu continu : les appendices ne sont donc pas typiquement endogènes, comme le sont les racines vraies (2). Ajoutons l'absence de coiffe et de poils absorbants.

On s'est demandé pour ces raisons si les appendices sont de vraies racines (SCOTT).

En fait, les *St.* et leurs appendices forment un ensemble homologue de la partie aérienne des *Lépidodendrons*. Nous sommes ici en présence d'organismes où les parties aériennes et souterraines sont encore peu distinctes; la couronne aérienne est morphologiquement équivalente de l'appareil stigmarien, véritable couronne souterraine.

Il est intéressant de rapprocher les *St.* des organes souterrains

(1) Le xylème des appendices est centripète (ou centrifuge) *par rapport au sommet du Stigmaria* sur lequel ils sont insérés; il faut, en effet, bien comprendre la structure de l'appendice en fonction du support stigmarien (fig. 124) : le protoxylème regarde la région apicale du *St.*, et le métaxylème le tronc du *Lépidodendron*.

(2) Sont cependant considérées plutôt comme endogènes les racines de *St. bacupensis* SCOTT.

d'Isoetes et de *Pleuromeia* où les racines naissent sur des organes souterrains homologues de l'appareil stigmarien, mais très courts.

On a décrit de nombreuses « espèces » de *St.*; la présence de certaines est assez constante pour avoir un intérêt stratigraphique.

Stigmariopsis GRAND'EURY

Ce type d'appareil souterrain appartient à des espèces de Lépidophytales plus récentes que celles à *Stigmaria*, car on ne le trouve qu'à partir du Carbonifère sup. moyen. Les *St.* sont, au moins en partie, des appareils de fixation de Sigillaires. Ce « genre » diffère du précédent par ses quatre premières griffes pénétrant presque verticalement dans le sol, et la ramification dichotomique de deuxième ordre suivant un mode à tendance nettement monopodique (fig. 125).

La structure anatomique est sensiblement celle des *Stigmaria*.

Les organes aériens des Lépidophytales fossiles.

LÉPIDODENDRACÉES

Les *L.* sont des Lycopodes géants qui ont régné pendant tout le Carbonifère, avec un maximum d'épanouissement au Westphalien (fig. 126). Si *Lepidostrobis palaeotriasicus* FRENTZ est vraiment un organe sporifère de *L.*, il faut étendre la durée de cette famille jusqu'au Trias inférieur.

L'appareil souterrain a été décrit plus haut. Le tronc unique simple portait une couronne ample à rameaux dichotomes et tendance à la ramification sympodique. Les rameaux étaient dénudés, sauf au sommet des jeunes branches, où étaient fixées les feuilles. Celles-ci laissaient, après leur chute, un coussinet d'insertion rhomboïdal caractéristique formé par les bases foliaires persistantes (1) (fig. 127).

Les feuilles, densément imbriquées en ordre spiralé, sont généralement courtes, linéaires, épaisses, parfois pubescentes; leur section est rhomboïdale. Les spires phyllotaxiques sont souvent très surbaissées, de sorte que les feuilles sont parfois subverticillées. *L. Volkmannianum* aurait même des verticilles vrais.

Les feuilles étaient probablement persistantes.

Les appareils sporifères sont des cônes pendants, terminaux, habituellement fixés au bout des plus jeunes rameaux, exceptionnellement sur le vieux bois et en ordre alterne-distique. Les *L.* étaient hétéro-

(1) Certaines espèces, en plus de ces coussinets, possédaient des cicatrices ulodendroïdes. Ex. : *L. belgicum* KIRST., du Carbonifère sup. (voir p. 160).

sporées. On ne connaît avec certitude aucune espèce homosporée. Les espèces « homosporées » doivent vraisemblablement être considérées comme dioïques ou monoïques à cônes unisexués. La différence entre macrospore et microspore est parfois très faible. Les cônes eux-mêmes

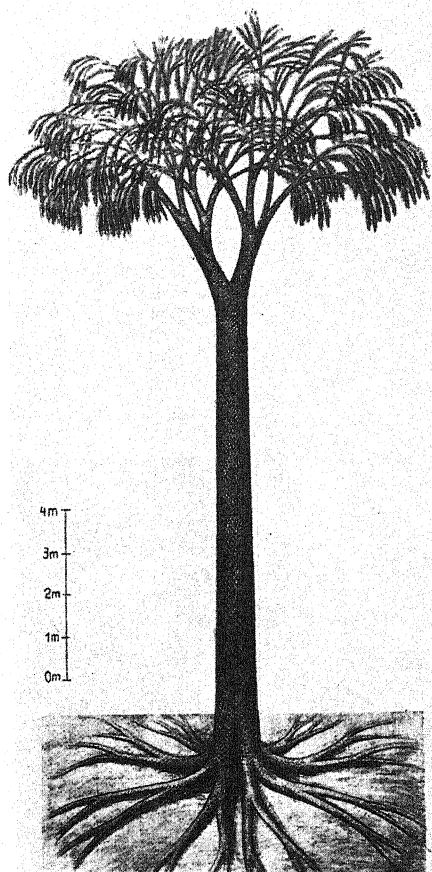


FIG. 126.

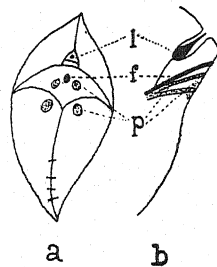


FIG. 127.

FIG. 126. — Lépido-dendron reconstitué (pris dans HIRMER).

FIG. 127. — Cousinet de Lépido-dendron.

a : figure vue de face.
b : vue de profil et en coupe.

l : ligule.

f : faisceau.

p : parichnos (cordons d'aération) en liaison anatomique avec l'écorce interne (d'après

BOWER et HIRMER).

étaient habituellement hétérospores, les macrosporophylles étant à la base.

La structure anatomique était très variée. Beaucoup avaient des formations secondaires.

Les L. étaient des plantes de marécages de l'hémisphère boréal, rares sur l'hémisphère austral. Ils ont joué un rôle important dans la constitution des dépôts houillers. Des forêts entières réduites aux

souches de *Stigmaria* donnent une idée de la densité des peuplements.

Avant de connaître complètement les L., on a souvent désigné sous des noms différents des fragments dont le lien était pendant longtemps inconnu.

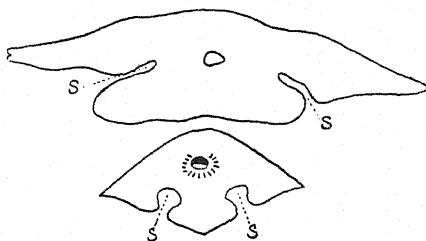
Le g. *Lepidophyllum* représente des feuilles ; *Lepidostrobus*, des cônes sporifères ; *Knorria*, *Bergeria*, *Aspidaria*, *Aspidiopsis*, etc., des fragments plus ou moins incomplets et usés, ou des moules de tiges. Enfin, n'oublions pas ici les *Stigmaria*.

Les coussinets foliaires ont une structure caractéristique (fig. 127). Ils sont de contour général rhomboidal; mais au fur et à mesure que les rameaux s'accroissent, ils se déforment en largeur, puis finissent par s'effacer. Le losange se décompose en trois champs : le supérieur avec la cicatrice de la ligule; le moyen, avec celle de la feuille pro-

FIG. 128.

Coupes transversales
de feuille de *Lepidodendron*.

s : sillon de stomates. Le tissu
de transfusion est rayé ($\times 60$;
d'après BOWER et HIRMER).



prement dite, avec la stèle et ordinairement une ou deux paires de cicatrices ovales appelées *parichnos*, qui sont des organes facilitant les échanges gazeux; le troisième, sous-foliaire, avec deux *parichnos*. La coupe longitudinale montre que la ligule est dans une fossette et qu'elle est en connexion avec la stèle par un fin tractus vasculaire exempt de liber. Les *parichnos* sont reliés à l'écorce interne de la tige par des cordons de tissu parenchymateux. Ils aboutissent à un aérénchyme.

La ligule jouait sans aucun doute, comme chez les Sélaginelles et *Isoetes* actuels, un rôle dans l'approvisionnement complémentaire en eau, en matières minérales et organiques extraites de poussières atmosphériques.

Le limbe se détachait du tronc au-dessous de la ligule; il était probablement persistant, étroit, généralement court (1), souvent rétréci à la base, à section plus ou moins rhomboédrique, uninervée, avec deux sillons stomatifères sur la face inférieure (fig. 128).

Les appareils reproducteurs en épis (fig. 129) (*Lepidostrobus*) étaient de taille variable (quelques cm. à 1 m.), formés de sporophylles densément imbriqués, habituellement en ordre spiralé, parfois verti-

(1) *L. dichotomum* avait cependant des feuilles atteignant jusqu'à 1 m. de longueur.

cillés, souvent courbés en angle droit, uninervés. La ligule est ici insérée sur le limbe foliaire, comme chez les *Isoetes*, et non dans la partie supérieure du coussinet foliaire.

Les sporophylles portent, sur la face inférieure, un appendice recourbé qui recouvre le sporange du sporophylle sous-jacent. Cette structure rappelle l'écusson des sporophylles des Prêles.

Les sporanges des *L.* étaient fixés sur la face supérieure des feuilles, insérés habituellement à plat sur la partie basale de la feuille.

Les cônes sporifères étaient unisexués (*Lepidostrobus oldhamius*

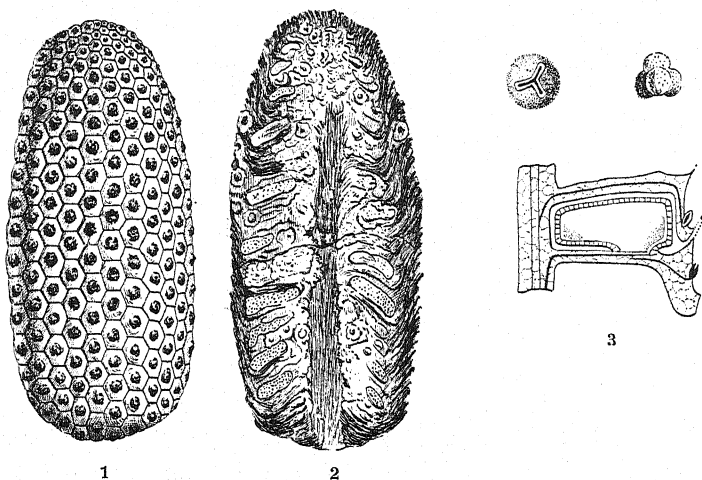


FIG. 129. — *Lepidostrobus Dabadianus*.

1 : épi vu extérieurement, montrant la cicatrice laissée par la chute du limbe de la feuille. — 2 : coupe longitudinale d'un cône complet. — 3 : restauration de sporophylles et spores (pris dans FLAHAUT).

WILLS., Carb. sup.) ou bisexués. Dans ce dernier cas, les macrosporophylles étaient à la base, comme chez nos Sélaginelles.

Les microspores étaient très nombreuses et très petites. Les macrospores toujours plus grosses et moins nombreuses. Cependant, les différences sont parfois très faibles, comme chez *Lepidostrobus Bertrandi* ZAL., où les microspores mesurent 0,025 mm. et les macrospores 0,05 mm. Il y a là une première ébauche d'une traduction morphologique de l'hétérosporie qui permet de supposer que des espèces homosporées ont peut-être existé. Peut-être *L. oldhamius* est-il réellement une espèce homosporée.

Le gamétophyte des *L.* était inclus comme celui des *Isoetes* et des Sélaginelles avec lesquels il a beaucoup d'analogie. Il est connu chez *L. Veltheimii* STERNBG. et *L. esnostense* REN. (fig. 130).

Des recherches récentes ont permis de découvrir des faits très intéressants dans les macrosporangies des L. B. TADEUSZ (1936) a examiné des sporophylles de *Lepidostrobus major* BRONGT., et de *L. Bohdanowiczii* TAD. (fig. 131). Les macrosporangies de ces espèces sont très délicats; leur paroi est formée d'une seule rangée de cellules, et dans cette chambre de 15-16 mm. de longueur et 4-7 mm. de hauteur, il

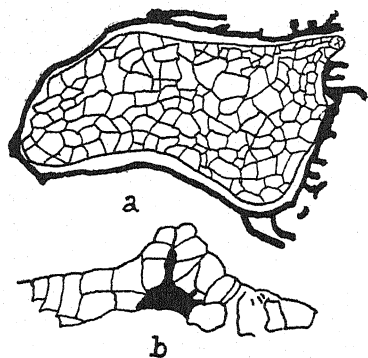


FIG. 130.

FIG. 130. — *Lepidodendron Veltheimii* STERNBG., du Carbonifère inférieur.

a : macrospore et prothalle inclus ($\times 50$; d'après SCOTT).

b : archégone ($\times 165$; d'après GORDON).

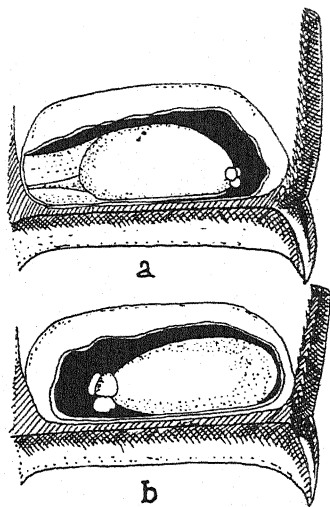


FIG. 131.

FIG. 131. — a : *Lepidostrobus major* BRONGT. ($\times 3$). — b : *L. Bohdanowiczii* TAD. ($\times 3$; d'après TADEUSZ).

Le macrosporangie ne contient qu'une tétrade de macrospores. Une seule spore arrive à terme. La macrospore de *L. major* est attachée (a) à la paroi du macrosporangie.

n'y a habituellement que 4 spores (tétrade), l'une énorme, les trois autres avortées.

Cette grosse macrospore de *L. major* était connue sous le nom de *Triletes giganteus* ZERNDT, et celle de *L. Bohdanowiczii*, sous le nom de *Sporites varius* WICHER. Leur taille peut atteindre 11,5 mm. Ce sont donc des macrospores énormes.

Dès le Carbonifère, il existait donc des espèces à nombre de macrospores très réduit, comme on l'observe parfois chez les Sélaginelles actuelles; mais, alors que, chez ces dernières, la réduction du nombre est exceptionnelle, elle est la règle chez *L. major* et chez *L. Bohdanowiczii*.

La macrospore de *L. major* a encore un autre intérêt. Elle est fixée à la paroi postérieure du sporange par une excroissance de l'exospore enduite de cutine et non vascularisée. Elle n'était donc pas disséminée et germait dans le sporange et probablement sur la plante; la fécondation a dû avoir lieu sur le sporophyte. Les microspores pénétraient probablement dans le macrosporangie par une ouverture située au pôle

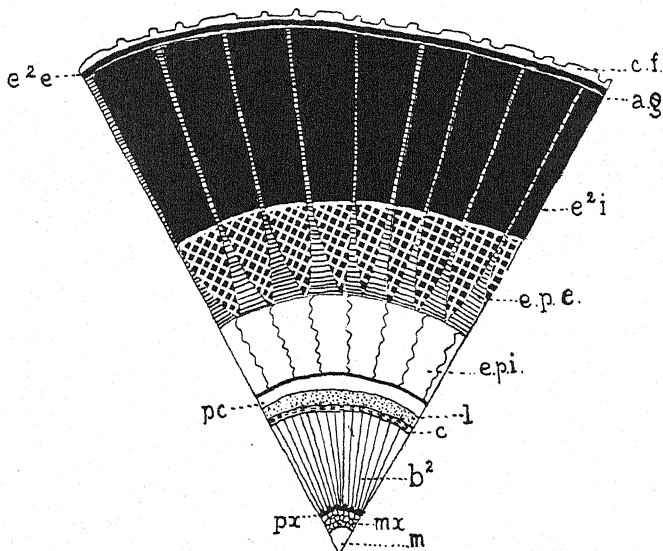


Fig. 132. — Structure du tronc de *Lepidodendron vasculare* BINNEY.

m : moelle mixte. — mx : métaxylème centripète. — px : protoxylème. — b² : bois secondaire. — c : cambium. — l : liber. — pc : péricycle. — epi : écorce primaire interne lacuneuse aérifère. — epe : écorce primaire externe (les parties parenchymateuses rayées; les quadrillées incrustées). — e²i : écorce secondaire interne. — e²e : écorce secondaire externe. — ag : assise gén. corticale. — cf : coussinet foliaire.

libre. Ce qui était disséminé était un organe complexe, formé du sporange et du sporophylle.

Nous sommes donc ici en présence d'ovules très primitifs dont le tégument-sporophylle n'entoure pas encore le nucelle-macrosporangie (voir p. 171).

*
**

Revenons aux Lépidodendracées en général. Il nous reste à étudier l'anatomie de leur appareil aérien (fig. 132).

Il y a d'abord un caractère très frappant : la grande disproportion entre la masse du cylindre central et celle de l'écorce; la stèle est très faible et n'occupe qu'une petite place. Il n'y a pas de zones d'accroissements annuels.

La stèle était insuffisante pour soutenir ces puissants Lycopodes; aussi l'écorce suppléait-elle à la faiblesse vasculaire, par l'incrustation de ses tissus. Un tel dispositif n'existe chez aucun de nos arbres. On ne le rencontre que chez les végétaux herbacés. C'est donc une originalité des L. L'écorce très puissante est composée de plusieurs zones. L'écorce primaire interne (fig. 132, *epi*) est un tissu lacuneux aérifère, en liaison anatomique continue avec les parichnos des coussinets foliaires, et assure ainsi la ventilation de l'individu.

L'accroissement en épaisseur des tiges est réglé par deux zones cambiales, l'une libéro-ligneuse (fig. 132, *c*), l'autre corticale (fig. 132, *ag*).

Le bois comporte du protoxylème exarche et du métaxylème centri-

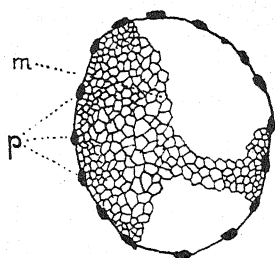


FIG. 133.

FIG. 133. — Protostèle de *L. esnostense* REN.

P : protoxylème. — m : métaxylème (schématisé d'après RENAULT).

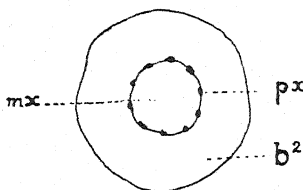


FIG. 134.

FIG. 134. — Schéma de la structure de la stèle de *L. pettycurense* KIDST.

pète avec ou sans bois secondaire. Seul le bois secondaire a des rayons.

Le liber n'a pas de tubes criblés typiques.

La stèle la plus simple est celle de *L. esnostense* REN. (fig. 133, 135, 1) du Carbonifère inf.

On y voit une protostèle massive, avec protoxylème exarche et métaxylème centripète emplissant tout le centre du cylindre central. Il n'y a pas de bois secondaire.

Chez *L. pettycurense* KIDST., du Carbonifère inf., la stèle est plus complexe; il y a une protostèle de *L. esnostense* entourée d'une forte couche de bois secondaire, parcourue par des rayons médullaires (fig. 134, 135, 4).

La structure rhyniale n'a pas encore été vue chez les L., mais elle a existé probablement. Il faudrait la rechercher dans les organes jeunes, car elle est conservée chez quelques végétaux actuels (1).

Un stade plus avancé est marqué par l'apparition de moelle au centre

(1) A certains niveaux des tiges couchées de *Selaginella spinulosa* (voir les figures que donne BOWER, p. 225 de son ouvrage *Primitive Land Plants*, 1935).

de la tige. C'est d'abord une moelle incomplète, en mélange avec les éléments trachéidiens, comme chez *L. vasculare* BINNEY (fig. 135, 2, 3), puis la solénostèle typique avec moelle homogène, comme par exemple chez *L. Veltheimii* (fig. 135, 5).

Certaines espèces (*L. vasculare*) ont un bois secondaire sillonné de rayons médullaires très étroits, comme chez les Conifères.

Il y a donc, chez les *L.*, une gamme de structures allant de la protostèle presque la plus simple à la siphonostèle typique. La différenciation anatomique chez ces végétaux ne va pas plus loin. Quelle que soit la puissance de la tige, l'anneau ligneux n'est jamais morcelé. On remarque que cette diversité anatomique existe déjà chez les *L.* du Carbonifère inf. (*L. esnostense* et *L. Veltheimii*).

L'émission des traces foliaires a lieu latéralement et à l'intérieur des

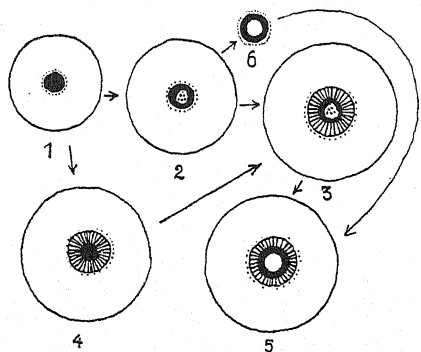


FIG. 135. — Différents types de structure de la tige des Lépidodendracées.

- 1 : *Lepidodendron esnostense*.
- 2 : " *vasculare* (jeune).
- 3 : " *vasculare* (plus âgée).
- 4 : " *pettycurense*.
- 5 : " *Veltheimii*.
- 6 : *Lepidophloios Harcourtii* (tige jeune de *L. Wunschianus* CARR.).

(A titre d'indication: massifs noirs: bois primaire; ponctué en dehors du bois: liber; rayons: bois secondaire; ponctué dans le bois primaire: trachéides médullaires.)

pointements de protoxylème (C. E. BERTRAND, LIGNIER). Elle suit, à travers le bois secondaire, un rayon médullaire, puis reçoit, au passage, un peu de liber. Le cordon vasculaire de la feuille est mésarche.

Une coupe transversale à travers une feuille (fig. 128, 137) montre les deux sillons stomatifères déjà signalés (p. 145) à stomates typiques de Lycopodes, un épiderme doublé d'un hypoderme sclérenchymateux, sauf au niveau des stomates, du tissu palissadique, le faisceau libéro-ligneux mésarche, sans bois secondaire avec une gaine de tissu de transfusion autour du liber.

*
**

Les pages qui précèdent se rapportent presque toutes au g. *Lepidodendron*, genre le plus important et représentant typique de la feuille. Ceci nous permettra d'être bref au sujet des autres membres.

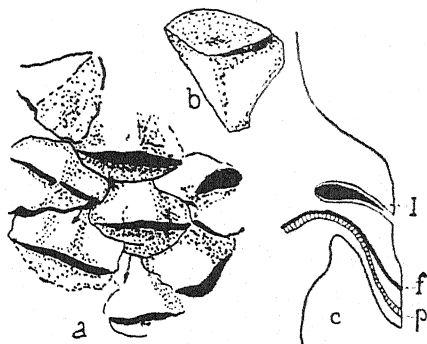
NATHORST considère le g. *Lepidodendron* comme un genre collectif: il a distingué pour cette raison un g. *Sublepidodendron*, caractérisé par une ornementation plus simple, à petites cicatrices foliaires, sans parichnos, ni

fossette à ligule et probablement une ramification faible. Une espèce, *L. (Sublepidodendron) Robertii* NATH., du Culm du Spitzberg, serait intermédiaire entre les *L.* vrais et les *Sublepidodendrons*.

Les g. *Lepidophloios* STERNBG. (*Lomatophloios* CORDA) sont également très proches des *Lepidodendrons*, mais plus petits et à ramification plus lâche.

FIG. 136.
Coussins foliaires
de *Lepidophloios scotticus*
KIDST.

a, b : deux formes de coussins (d'après J. WALTON).
c : schéma (d'après HIRMER)
(l : ligule; f : faisceau foliaire; p : cordon de parichnos).



Les cicatrices foliaires sont plus allongées transversalement et plus ou moins déversées vers le bas. Elles ont la même structure que celles de *Lepidodendron*. Cependant, l'appareil parichnal paraît moins développé (fig. 136, 137).

Les cônes étaient portés sur le vieux bois à la base des rameaux feuillés.

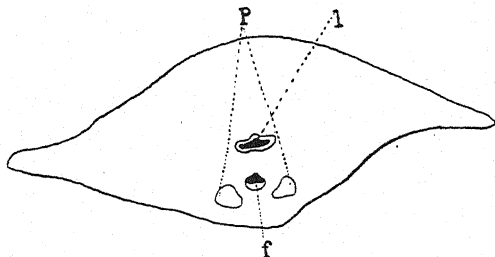


FIG. 137. — Section tangentielle d'un coussinet de feuille de *Lepidophloios* ($\times 10$; pris dans BOWER).

l : cavité de la ligule avec la ligule.
p : parichnos.
f : faisceau.

Ils étaient disposés en ordre quinconcial, solitaires ou groupés en courtes grappes. Les pédoncules portant les cônes ont été décrits sous le nom d'*Halonion* LINDL. et HUTT.

Anatomiquement, les *Lepidophloios* ont la structure des *Lépidodendrons*.

SIGILLARIACÉES

Cette famille est représentée par un seul genre, le g. *Sigillaria* BRONGT. (Carbonifère inf. au Permien), auquel on rattache le g. *Mazocarpon* BENSON (tout le Carbonifère) connu seulement par son appareil fructifère et considéré comme sporophylles de Sigillaires.

Les *S.* (fig. 138) sont des Lépidophytes arborescents de 10 à 20 m. de hauteur sur 1 m. de diamètre, à tronc fortement conique à la base, simple ou peu ramifié par dichotomie.

Les appareils souterrains ont été décrits pages 139 et suivantes.

Les feuilles étaient linéaires-lancéolées, en moyenne beaucoup plus longues que chez les *Lépidodendrons*; elles laissaient après leur chute, comme chez les *Lépidodendracées*, un coussinet foliaire caractéris-

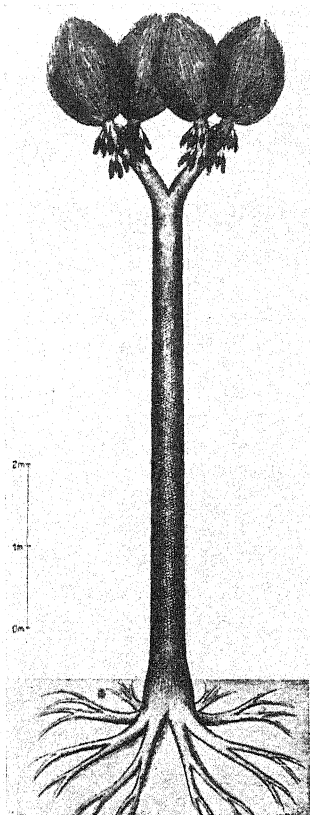
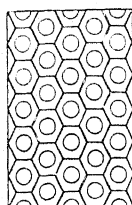
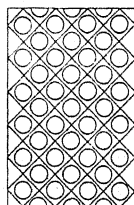


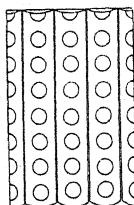
FIG. 138.



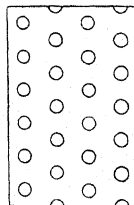
Favularia.



Clathraria.



Rhytidolepis.



Leiodermaria.

FIG. 139.

FIG. 138. — Sigillaire (*Sigillaria elegans* BRONGT.), du Carb. sup. (d'après HIRMER).

FIG. 139. — Formes des coussinets foliaires des Sigillaires (d'après ZIMMERMANN).

tique; mais chez les *S.*, la partie basse qui porte les parichnos inférieurs (fig. 127) manque toujours, sauf dans de rares exceptions. Les coussinets sont habituellement hexagonaux arrondis. Ils sont très serrés; les spires sont très surbaissées, ce qui détermine, dans beaucoup de cas, un ordre verticillé. La ligule est moins visible que chez les *Lépidodendrons*.

Les restes d'écorces provenant de la base des troncs des *S.* ont été appelés *Syringodendron* STERNBG. Leur aspect est celui des régions plus hautes, mais les coussins ont des parichnos extrêmement gros.

Signalons, en passant, les noms qui ont été donnés à d'autres organes de *S.* L'organe fructifère s'appelle *Sigillariostrobis* SCHIMP. ou *Mazocarpon*; la feuille, *Sigillariopsis* (1).

Les *S.* ont vécu de la base du Carbonifère sup. à la fin du Permien inf. (*S.* [*Subsigillaria*] *xylina* REN.).

Suivant la forme des coussinets foliaires, on peut distinguer plusieurs groupes et sous-groupes du g. *Sigillaria*. Ces caractères ont une valeur systématique réelle; ils sont d'ailleurs accompagnés de différences dans la structure anatomique (fig. 139).

Sous-genre
EUSIGILLARIA :

Coussinets plus ou moins nets ; on voit au moins les lignes séparatrices longitudinales.

Sous-genre
SUBSIGILLARIA :

Coussinets où on ne voit plus les lignes séparatrices longitudinales ; coussinets rhomboïdaux-transversaux.

Section FAVULARIA : Cicatrices hexagonales très nettes, en ordre verticillé. Ce groupe contient la majeure partie des espèces anciennes. Il ne dépasse pas le Carb. sup. moyen.

Ex. : *S. elegantula*, du Stéphanien.

Section RHYTIDOLEPIS : Cicatrices foliaires nettes, mais avec tendance vers l'effacement des bords supérieurs et inférieurs des coussinets. Le contour hexagonal tend lui-même à disparaître. Sillons longitudinaux encore nets.

A) *Sous-section* des *Subrhytidolépidées*, à coussinets encore nets, mais plus effacés que chez les *Favularia*.

Ex. : *S. inferior* WEISS, de la base du Carb. sup.

B) *Sous-Section* des *Eurhytidolépidées*, à coussinets montrant surtout les lignes séparatrices longitudinales.

Ex. : *S. Boblayi* BRONGT., *S. principis* WEISS et *S. laevigata* BRONGT., du Carb. sup. moyen.

Section CLATHRARIA : Coussinets nettement délimités même sur les tiges âgées.

Ex. : *S. ichtyolepis* BRONGT., du sommet du Carb. sup.

Section LEIODERMARIA : Coussinets nets sur les jeunes rameaux, s'effaçant très vite sur les rameaux plus âgés en ne laissant subsister que la cicatrice foliaire proprement dite.

Ex. : *S. Brardi*, du Stéphanien.

Il y a des coïncidences intéressantes entre l'ornementation des tiges et l'âge des *S.* Les *Subsigillaires*, qui sont les *S.* les plus récentes, ont, en général, des coussinets foliaires beaucoup moins nets que les *Favularia*, *S.* les plus anciennes.

Les feuilles des *S.* sont linéaires-lancéolées, bicarénées, parfois assez

(1) *Sigillariopsis Descalsnei* est une feuille de plante voisine des *Poroxy-lées* (Cordaïtales) et non de *Sigillaire* (P. BERTRAND, *in litt.*).

longues (0,5 m. à 1 m.) et assez épaisses (jusqu'à 1 cm. d'épaisseur). Elles étaient probablement persistantes, comme celles des *Lépidodendrons*.

Les appareils sporifères sont plus ou moins longuement pédunculés et plus petits (6,5 cm. à 30 cm.), ce qui les différencie des *Lépidodendrons*; ils naissent sur le tronc, au-dessous de la couronne de feuilles.

Les cônes étaient composés de macro- et de microsporophylles uninnervés, verticillés, de forme rhomboïdale-lancéolée, avec sporanges axillaires, comme chez les *Sélaginelles* (fig. 140), sauf chez *Mazocarpon*.

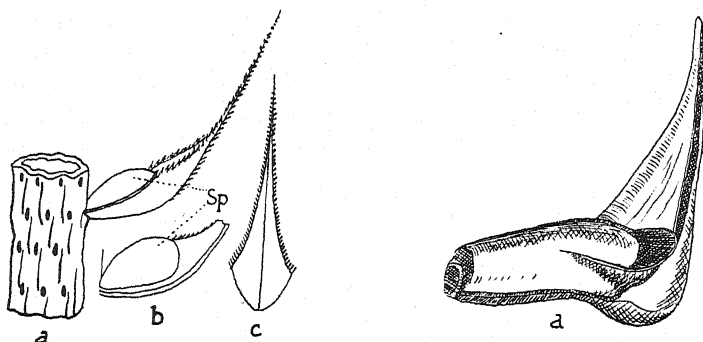


FIG. 140.

FIG. 140. — Sporophylle de *Sigillariostrobus Czarnockii* TADEUSZ, du Carbonifère productif de Pologne.

sp : sporange. — a, b, : sporophylle avec sporange (sp).

c : un sporophylle étalé (d'après TADEUSZ).

FIG. 141. — *Mazocarpon shoreense* BENSON.

a : sporophylle avec un sporange à paroi dilatée (pris dans BOWER). — b : coupe transversale

schématisée à travers un macrosporange montrant les loges à spores (d'après SCOTT, pris dans HIRMER).

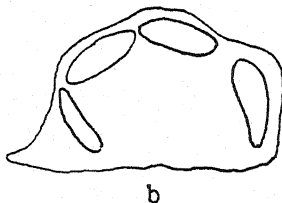


FIG. 141.

Sigillariostrobus Crepini ZEILLER aurait des sporanges insérés comme *Spencerites* (fig. 149) (BROWNE) (1).

Les *Sigillariostrobus* décrits par ZEILLER, KIDSTON, TADEUSZ, etc., ont tous des verticilles alternants de sporophylles de 9 feuillets, caractère qui est, avec le long pédoncule, sans doute le plus important permettant de distinguer les cônes de *S.* de tous les autres appareils sporifères similaires. On connaît cependant des cônes spiralés, mais ils sont rares.

(1) Je n'ai pu me procurer une figure de cette espèce pour me rendre compte de la situation de la ligule qui doit être insérée très haut sur la feuille.

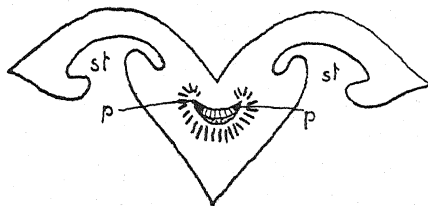
Les macrosporanges ont normalement de nombreuses macrospores, mais ce nombre est souvent considérablement réduit. *S. Czarnockii* TAD. n'en a que 12 et souvent moins. La tendance à la réduction numérique des macrospores n'est pas aussi prononcée que chez les Lépidodendracées.

Certaines *S.* étaient dioïques (*S. rhombibracteatus* KIDST.).

L'appareil sporifère connu sous le nom de *Mazocarpon* BENSON désigne (HAGÈNE) un cône de *S.* à sporanges ayant la forme et le mode de fixation de ceux de *Lepidostrobus*, c'est-à-dire sur le sporophylle et non axillaire (fig. 141) (1). Le sporange est vascularisé par des trachéides émis par le sporophylle. La structure interne cloisonnée des sporanges rappelle les *Isoetes*; mais, dans chaque loge, il n'y a qu'une macrospore, vraisemblablement issue d'une tétrade originelle.

FIG. 142. — Feuille de *S. Brardi* BRONGT. var. *spinulosa* REN., du Permien.

p : protoxylème.
st : stomates.



La paroi du sporange est curieusement dilatée. Les macrospores ont 2 mm. diamètre, les microspores 0,05-0,075 mm.

En ce qui concerne l'anatomie des *S.*, nous retiendrons la grande analogie de structure de la tige avec celle des Lépidodendrons. Il y a cependant quelques différences notables. L'anatomie, d'une manière générale, montre que les *S.* occupent un échelon supérieur et sont plus évoluées que les *L.* Ainsi, on ne connaît aucune *S.* protostélétique à moelle mixte comme *L. vasculare*. Dans l'espèce la plus primitive, *S. elegans*, il y a une structure identique à celle des Lépidodendrons les plus évolués (type *L. Veltheimii*, à siphonostèle). Les formes récentes, les Subsigillaires du Permien et *S. Brardi* f^a *Menardi* sont eu-stéliques, c'est-à-dire ont un cylindre ligneux nettement interrompu par des rayons médullaires semblables à ceux de nos arbres actuels; mais il y a encore du métaxylème centripète (2), qui existe sans exception chez toutes les Lépidophytales et qui marque le caractère archaïque de toutes ces structures.

(1) Certains auteurs attribuent le g. *Mazocarpon* aux Lépidodendracées.

(2) Le métaxylème des *S.* est gracieusement festonné, à côté convexe contre la moelle.

Le bois secondaire est généralement développé, surtout chez les *S.* les plus récentes, mais il peut manquer (HAGÈNE).

La structure anatomique des feuilles des *S.* n'est pas encore très bien

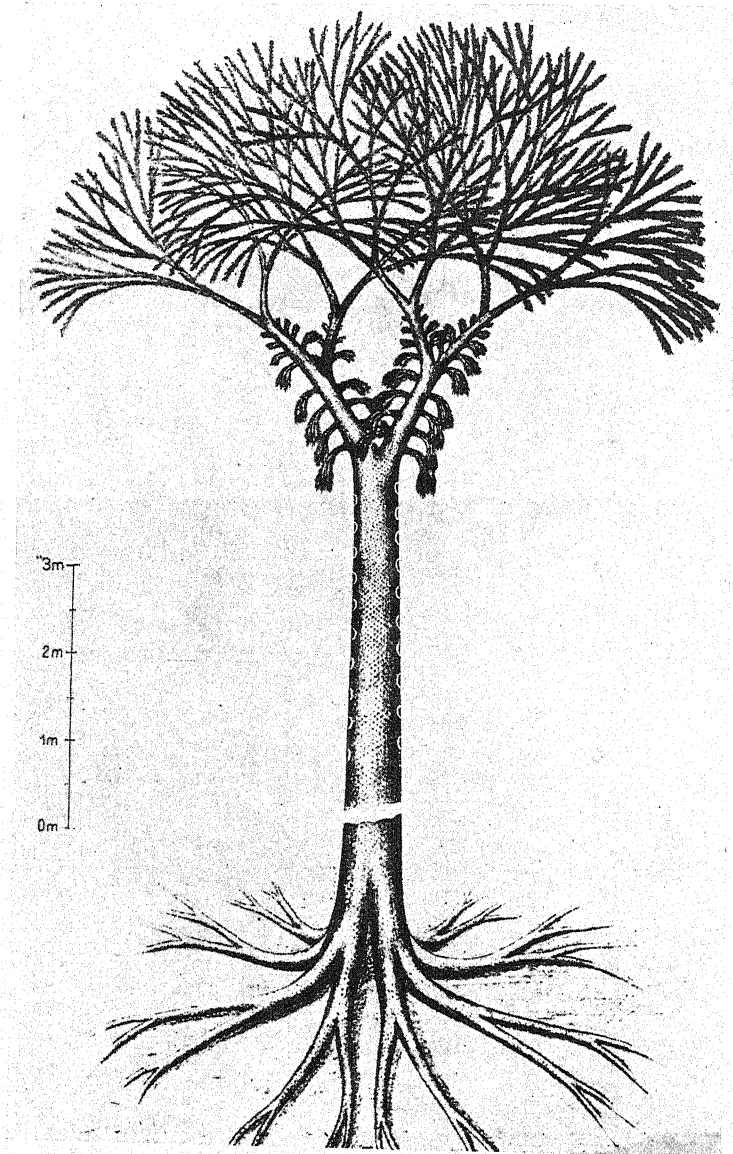


Fig. 143. — *Bothrodendron minutifolium* BOULAY, du Carb. sup.
(d'après HORNER).

connue. On voit deux cordons vasculaires côte à côte, issus de la division d'un cordon unique. Ceux-ci sont parfois fusionnés en un seul (*S. Brardi*, var. *spinulosa* et *latifolia*; fig. 142), mais le caractère double n'y est pas complètement effacé, puisque les deux cordons de protoxylème persistent. La feuille de *S. Brardi* n'a plus de métaxylème centripète différencié.

L'émission foliaire part de la tige comme chez les *Lépidodendrons*; il n'y a que des variations de détail (HAGÈNE).

BOTHRODENDRACÉES

Le genre principal de cette famille est le g. *Bothrodendron* LINDL. et HUTT., du Carbonifère (1). Les genres *Mesostrobus* WATSON, du Carbo-

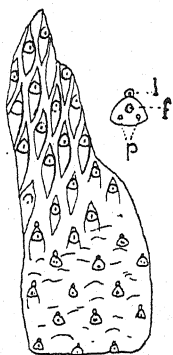


FIG. 144.

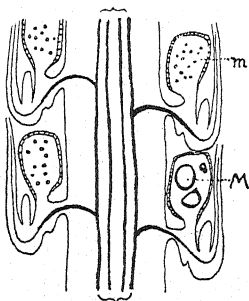


FIG. 145.

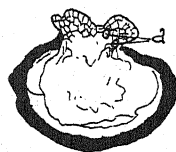


FIG. 146.

FIG. 144. — Coussins foliaires de *B. minutifolium* montrant l'effacement rapide des cicatrices foliaires.

A droite : une cicatrice foliaire (l : ligule; p : parichnos; f : faisceau vasculaire) ($\times 3\frac{1}{2}$; pris dans HIRMER).

FIG. 145. — *Bothrostrobus mundus* WILL., du Carb. moyen.

m : microsporange. — M : macrosporange ($\times 8$; d'après WATSON).

FIG. 146. — Macrospore de *Bothrodendron* ($\times 20$ env.; d'après MAC LEAN).

nifère, et *Porodendron* ZAL., du Dévonien sup. et du Carbonifère inf., sont voisins des B.

Les B. (fig. 143) étaient des arbres très semblables aux *Lépidodendrons*, mais portant de très petites feuilles (long. : 0,5 cm.), probablement peu persistantes, car on ne les a jamais vues sur de vieux rameaux. Les coussinets foliaires s'effacent tôt; sur les tiges âgées, ils

(1) Le genre, tel qu'il est entendu ici, ne comprend pas *Cyclostigma Kiltorkense* HAUGHTON, considéré par KRAÜSEL, à tort, comme appartenant au g. *Bothrodendron* (cf. CAMBIER et RENIER, 1911-12).

sont très estompés. On y voit, comme chez les Sigillaires, une cicatrice vasculaire avec deux parichnos et la ligule (fig. 144). Les cônes (*Bothrostrobus*) sont étroits, très allongés, hétérosporés, groupés en bouquets attachés en ordre distique sur le vieux bois, à la base des rameaux feuillés. Après la chute des bouquets, il reste de grandes cicatrices ovales ayant jusqu'à 10 cm. de diamètre.

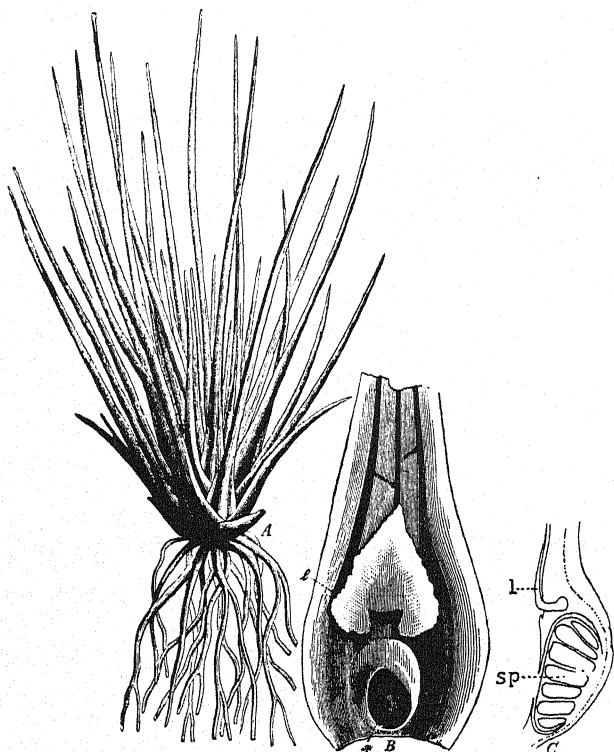


FIG. 147. — *Isoetes lacustris*.

A : plante entière (réd. de 1/3). — B : base d'une feuille fertile
(l : ligule; sp : sporange).

C : coupe à travers un sporange cloisonné.

Les sporophylles sont densément imbriqués en ordre spiralé, pourvus d'une grande ligule et d'un sporange dressé et pédonculé (fig. 145).

Les macrosporanges ne contenaient que quatre macrospores. Le prothalle débordait légèrement de la macrospore (fig. 146); il n'est donc pas complètement inclus.

Du point de vue anatomique, les B. (*B. mundum* WILL.) montrent beaucoup de points communs avec les Lépidodendrons évolués : une siphonostèle à moelle homogène entourée d'une faible couche de métaxylème centripète et de protoxylème multipolaire. Les jeunes rameaux ont une protostèle typique, à bois massif et sans moelle. Il y avait sûrement des formations secondaires,

car elles sont connues dans l'axe des cônes et les appareils souterrains stigmarioïdes, mais n'ont pas encore été constatées sur les tiges aériennes.

Les organes souterrains (*Stigmaria*) de *Bothrodendron*, très semblables à ceux des autres Lépidodendrons, ont un accroissement secondaire considérable. Leur structure diffère de celle des autres *Stigmaria*, surtout par la présence constante de métaxylème centripète, parfois absent chez les Lépidodendrons et Sigillaires.

L'écorce a une structure très semblable à celle des *Stigmaria* de Lépidodendrons; elle possède, dans la partie primaire externe, des éléments trachéiformes qui sont en liaison avec le xylème de la stèle et concourent à la circulation de la sève.

ISOÉTACÉES

Les Isoétacées comptent aujourd'hui 70 espèces répandues dans les zones tempérées et intertropicales du monde groupées en un seul genre, *Isoetes* L. (fig. 147).

Les *I.* sont des plantes de petite taille, aquatiques ou subterrestres, herbacées, formées par une tige bulbeuse très courte, portant au sommet un bouquet de longues feuilles en alène et ligulées. Cette tige est un *Stigmaria* très court. Elle est susceptible de se ramifier plusieurs fois dans les pieds âgés, par dichotomie vraie (SOLMS-LAUBACH).

Ces plantes sont hétérospores.

Les sporanges sont inclus dans une fossette à la base des feuilles et compartimentés, ce qui rappelle *Mazocarpon*, surmontés de la ligule (fig. 147 et 141, a).

Les macrospores ont un prothalle inclus.

Du point de vue anatomique, les *I.* sont remarquables parce qu'elles ont encore des formations secondaires. Chez *I. Hystrix* DUR., il y a même encore du bois primaire centripète.

Les feuilles ont, à la base, des cellules à mucilage qu'on a homologuées avec les parichnos (HILL). Les racines sont dichotomiques, monarques (A. PROR), comme les appendices des Lépidodendrons.

Les *I.* constituent des Lépidophytales en miniature dont les sporophylles ne seraient pas groupés en cônes, mais en alternance successive avec des feuilles stériles sur un axe simple. On sait qu'il existait des Lépidophytales arborescentes ayant ces caractères (*Omphalophloios* WHITE). Les *I.* se rapprochent le plus des Sigillariacées, ainsi que l'avait déjà admis VELENSKY.

On ne connaît qu'une seule espèce d'*I.* authentique fossile : *Isoetites Choffati* SAPORTA, du Crétacé inf. du Portugal. Selon MÄGDEFRAU, *Nathorstiana arborea*, du Crét. inf., serait une Isoétacée.

Lépidophytales remarquables de position systématique incertaine.

Ulodendron RHODE.

Ce genre, du Carbonifère sup., a été créé pour grouper des restes d'arbres rappelant les Sigillaires, mais présentant un curieux mélange de caractères

de *Lepidodendron*, de Sigillaires et de *Bothrodendron*. La ramification est dichotomique-sympodique (fig. 148).

Les coussinets foliaires sont transversalement rhomboïdaux et se touchent; ils ne paraissent avoir ni ligule ni parichnos. Sur le tronc principal et sur les branches maîtresses, il y a de grosses empreintes ovales arrondies dis-

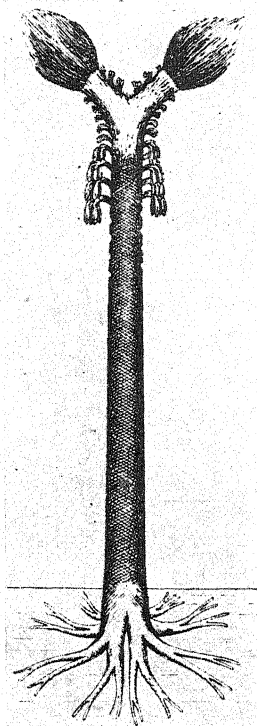


FIG. 148.

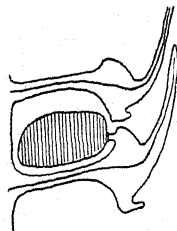


FIG. 149.

FIG. 148. — *Ulodendron majus*. LINDL. et HULL.

Reconstitution
d'un arbre ramifié
(d'après HORNER).

FIG. 149. — Sporophylles
de *Spencerites insignis*
(schématisé d'après
SCOTT).

tiques ayant parfois plus de 10 cm. de diamètre (cicatrices ulodendroïdes). Elles ont une ou deux marques vasculaires, ce qui prouve que le cordon irriguant une ramification se divisait avant de pénétrer effectivement dans les branches. Elles représentent probablement des cicatrices des appareils sporifères, mais ceux-ci sont encore inconnus.

Les feuilles étaient persistantes, très petites (1,5-3 cm. chez *U. minus* LINDL. et HUTTON) ou moyennes (20-25 cm. chez *U. majus* LINDL. et HUTTON).

Ce genre est encore trop peu connu pour pouvoir être caractérisé avec précision. Rappelons que certains Lépidodendrons ont aussi des cicatrices ulodendroïdes (*L. belgicum* KIRST.).

Grammaeophlois.

G. ichtha HARRIS, L., arborescente, du Rhétien-Lias, prouve que quelques Lycopodes arborescents existaient encore au Secondaire.

Spencerites SCOTT.

On désigne sous ce nom des cônes d'une Lépidophytale sans ligule et à sporophylles en écusson (fig. 149) disposés en verticilles alternants de 10 feuilles. Les sporanges étaient insérés sur l'écusson foliaire à la manière de ceux des Prêles. Le genre était isosporé; les spores étaient ailées.

L'axe des cônes a une structure anatomique de *Lepidodendron*, mais avec très peu ou pas de moelle.

Le mode d'insertion équisétiforme des sporanges et la forme peltée des sporophylles ne permettent pas d'affirmer, comme on l'a fait, une parenté directe entre ce genre et certaines Articulées.

Le genre est principalement du Carbonifère sup.

..

Parmi les autres genres de Lépidophytales très mal connues, nous citons le g. *Omphalophloios* WHITE (*O. anglicus* WHITE) du Carbonifère inf.. hétérosporé, aligulé, à sporophylles aux extrémités feuillées, non réunis en cônes, en mélange avec des feuilles stériles; *Phialophloios* HÖRICH (*Ph. quadratus* HÖR.), *Thaumasiodendron* BUREAU (*Th. andegavense* BUR.), tous du Carbonifère sup.; *Lycopodiopsis* REN. trouvé dans le Permo-Carbonifère du Brésil.

3. — LÉPIDOSPERMALES

Cet ordre réunit les Lycopodinéés dites à « graines ». On en connaît trois familles représentées chacune par un genre : *Lépidocarpaceés* (g. *Lepidocarpon* SCOTT, *Illiniocarpon* SCHOPF.), *Miadesmiacées* (g. *Miadesma* C. E. BERTR.), *Sélaginellacées* (g. *Selaginella* L.). Un seul groupe, les *Sélaginellacées*, est représenté dans la flore actuelle.

*Lépidocarpaceés.**Lepidocarpon* SCOTT.

On connaît trois espèces de ce genre : *L. Lomaxi* SCOTT, *L. westfalicum* KIDST., du Carbonifère sup., et *L. Wildianum* SCOTT, de la base du Carbonifère inf.

Les *L.* étaient vraisemblablement des arbres semblables aux *Lépidodendrons*, ligulés et hétérosporés. Les cônes sporifères, seuls organes connus, étaient unisexués.

L'intérêt de ce genre réside dans le macrosporange, qui est entouré d'une enveloppe formant, dans sa partie apicale, une sorte de micro-

pyle allongé. Cette enveloppe est une dépendance du limbe foliaire (fig. 150). Elle est homologue d'un tégument d'ovule.

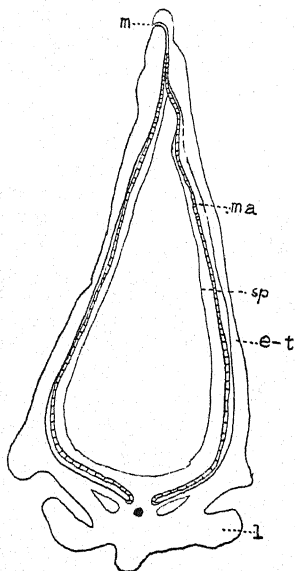


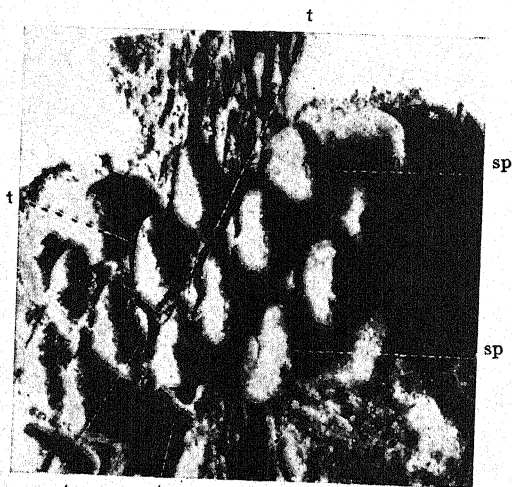
FIG. 150. — *Lepidocarpon Lomaxi* SCOTT.
Coupe transversale
d'un macrosporo-
phyll.

l : limbe.
e-t : enveloppe-tégument
(excroissance du limbe).
ma : paroi du macrospo-
range.
m : micropyle.
sp : macrospore
(d'après Scott,
simplifié).

Le macrosporangie contenait une seule macrospore bien développée. Il s'ouvrait à son extrémité.

FIG. 151. — *Lepidocarpon westfalicum*
KIDST., du Carb.
moyen.

t : enveloppe-tégument.
sp : macrosporangie avec
ouverture
(1 1/3).



Les microsporangies ont la même enveloppe protectrice que les macrosporangies, mais beaucoup plus réduite.

On suppose que la fécondation avait lieu sur la plante même. Chez

L. westfalicum, on a remarqué un accroissement considérable du macrosporangé qui finit par sortir de son enveloppe protectrice, mais on ne sait pas si cet accroissement est dû à la formation d'un embryon ou simplement à celle du prothalle (fig. 151).

Nous sommes ici en présence d'un ovule primitif, mais plus évolué que chez *Lepidostrobis major* (p. 147). Si l'accroissement de la macrospore était dû au développement d'un jeune individu, il y aurait même une sorte de graine.

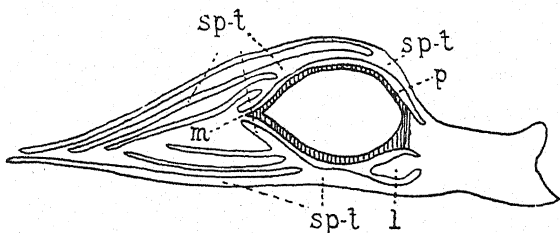
Le g. *Illiniocarpon* SCHOPF. (Carb. sup. de l'Illinois) est un *Lepidocarpon* à sporangé « semi-anatrope ».

Miadesmiacées.

Cette famille est représentée par un seul genre comptant une seule

FIG. 152. — *Miadesmia membranacea* C. E. B. Macrosporangé: coupe longitudinale.

sp-t : sporophylle (limbe) - tégument avec ses appendices.
— l : ligule. — m : micropyle. — p : paroi de la macrospore (× 16; d'ap. BENSON).



espèce : *M. membranacea* C. E. BERTRAND, du Carbonifère supérieur.

C'était une Lépidospermale herbacée, ligulée, à port de Sélaginelle. On n'en connaît pas les racines. La structure anatomique de la tige montre une protostèle simple, exarche (3-6-arche), à métaxylème central.

Cette plante était hétérosporee, mais on ne sait pas si les deux sexes étaient réunis sur un même cône.

Les microsporangies dressés portent un microsporangé relativement volumineux contenant de très nombreuses microspores tétraédriques.

Les macrosporangies (fig. 152) étalés portaient un macrosporangé presque complètement inclus dans une enveloppe (dépendance du sporophylle), laissant une ouverture ornée de longs poils, qui avaient probablement le rôle de retenir les microspores disséminées.

Le macrosporangé contenait une macrospore qui paraît avoir été seule, car on n'a pas vu de spores avortées. Elle n'a qu'une fine enveloppe formée de cellules tendres et germait, en faisant éclater celle-ci, par le bout tourné du côté de l'ouverture micropylaire.

Les Miadesmiacées comptent certainement parmi les ancêtres des Sélaginelles, mais elles sont plus proches des plantes à ovules que les

Sélaginelles actuelles, où l'on ne constate, dans les cas les plus prononcés, qu'une ébauche vers l'inclusion du macrosporange, alors qu'ici le macrosporange est complètement inclus.

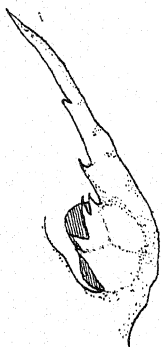


FIG. 153.

FIG. 153. — Sporophylle de *Selaginella selaginoides* ($\times 25$; d'après HAGERUP).

Le sporophylle enveloppe partiellement le sporange.

FIG. 154. — *Selaginellites Gutbieri* GOEPP., du Carb. sup.

Fragment de plante avec épis sporangifères et schéma de l'insertion foliaire de deux verticilles superposés (d'après GEINITZ).



FIG. 154.

Le macrosporophylle et son sporange forment un « ovule » encore primitif, mais plus « avancé » que chez *Lepidocarpon*.

Sélaginellacées.

Les S., représentées par le seul genre *Selaginella*, sont des Lycopodiées herbacées, ligulées, hétérospores, à prothalle inclus dans les

macrospores, comme chez les Miadesmiacées. Elles ont gardé un certain nombre de traits primitifs, tels la dichotomie et leur structure anatomique.

Certaines espèces ont des sporophylles qui enveloppent plus ou moins le sporange (fig. 153), comme chez *Miadesmia*, mais à un moindre degré.

On a décrit le g. *Selaginellites* ZEILLER, du Carbonifère inf., auquel on rapporte plusieurs espèces. Leur structure est très comparable à celle des *S.* actuelles. *S. Gutbieri* GÖPP., du Carbonifère sup., est une espèce magnifiquement conservée (fig. 154).

En 1938, DARRAH a décrit une *S.* du Carbonifère de l'Illinois, *S. Amesiana*, remarquable par ses macrospores à gamétophyte inclus montrant qu'au Carbonifère le g. *Selaginella* avait une structure et un développement identiques à ceux des espèces actuelles. La conservation de ce fossile est telle qu'on y voit même des cinèses nucléaires et des nucléoles. On n'est pas fixé sur l'existence réelle de la ligule chez ces espèces fossiles, aussi l'attribution générique comme ancêtre des Sélaginelles est-elle un peu douteuse.

4. — LYCOPODIALES

Les Lycopodiales comprennent une famille, les Lycopodiacées (deux genres) qui constituent les Lycopodes proprement dits, au sens courant du terme. Ce sont des végétaux isosporés, sans ligule, de structure anatomique en apparence assez complexe (1), bien que dépourvus de formations secondaires.

Les Lycopodes actuels, par leurs ressemblances avec *Asteroxylon*, par leur structure anatomique archaïque, bien que plus compliquée que chez les Psilophytinées, ont sûrement un passé phylogénétique très lointain. Ils sont les végétaux vasculaires les plus archaïques de notre flore vivante. On range dans ce groupe, sous le nom de *Lycopodites* BRONGT., au moins provisoirement, les formes fossiles isosporées et de forme identique ou très semblable à celle des Lycopodes actuels; elles ont été identifiées depuis le Dévonien moyen.

Certains *Lycopodites*, en admettant qu'il s'agisse vraiment de Lycopodes, se rattachent au type *Selago* avec leurs sporophylles épars, non réunis en cônes. A citer, entre autres, *L. hostimensis* POT. et BERN., du Dévonien moyen, *L. lanceolatum* BRODIE, du Rhétien, espèce très petite, à spores minuscules (0,08 mm.).

(1) La structure anatomique des Lycopodes s'explique aisément à partir de celle d'*Asteroxylon*, par fragmentation de la stèle étoilée. On trouvera de beaux schémas dans BOWER (*Primitive Land plants*, pp. 222 et suiv.).

Espèces actuellement connues se rattachant au type *clavatum*, avec les sporophylles groupés en épis : *L. Stocki* KIDST. (Carb. inf. d'Ecosse) et *L. macrophyllum* GOLD.

5. — PLEUROMÉIALES

Ce groupe est représenté par un seul genre triasique encore assez énigmatique, le g. *Pleuromeia* CORDA.

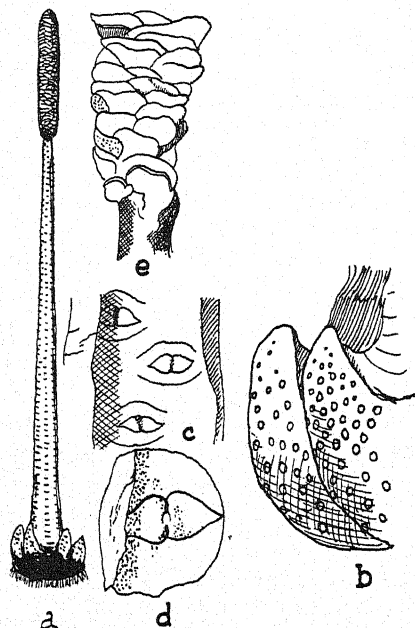


FIG. 155.

Pleuromeia Sternbergi
CORDA, du Trias.

a : plante entière (1/12 grand. nat. ?).

b : rhizome stigmarioïde avec cicatrice des racines ($\times 3/5$).

c, d : cicatrices foliaires (d, grossie : $\times 2 1/2$) (de chaque côté du faisceau, les cicatrices supposées être des parichnos).

e : fragment de massue à sporophylles.

Les P. étaient des végétaux à tronc dressé, simple, de 1 m. de hauteur environ, et jusqu'à 10 cm. de diamètre (fig. 155).

L'appareil souterrain était très court, formé de 4-8 éléments stigmarioïdes redressés en cornes, issus de la ramification dichotome de deux branches (fig. 155, b), avec nombreuses racines. Il évoque très vivement celui des *Isoetes*.

Sur toute la tige, on voit des cicatrices foliaires en ordre spiralé, étroites et transversales, comme des empreintes d'insertion de limbes, avec une trace de faisceaux et, de chaque côté d'elle, deux grandes cicatrices peut-être homologues des parichnos (fig. 155, c, d.). Les feuilles étaient probablement comme celles d'*Isoetes* (p. 158), mais plus grandes et sans ligule.

La structure anatomique des tiges est peu connue, mais on suppose qu'il n'y avait pas de bois secondaire.

Les appareils sporogènes étaient en cônes terminaux et formés d'un grand nombre de sporophylles (fig. 155, e) subarrondis portant chacun un sporange sur sa face supérieure. Le genre était probablement hétérospore.

Pendant longtemps on a cru que les sporanges de *P.* étaient insérés sur la face inférieure des feuilles. Cette manière de voir repose sur une interprétation erronée de la structure due à la fossilisation (WALTON).

**

APPENDICE

On a trouvé dans le Rhétien sup. des restes de Lycopodiniées appelés *Lycostrobus Scotti* NATH. Ce fossile est un cône non ligneux, formé presque exclusivement de macrosporophylles entremêlés de quelques microsporophylles, qui représente vraisemblablement l'appareil sporifère d'une plante de grande taille, mais herbacée.

Les macrospores et les microspores étaient très petites (0,5-0,6 mm. et 0,035-0,045 mm.). On n'a pas vu de ligule.

Selon HIRMER, le fossile appelé *Caulopteris tessellata* SCHIMPER et MOUGEOT, du grès bigarré des Vosges, est également une Lycopodiniée.

6. — CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES SUR LES LYCOPODINÉES

Chronologiquement, ces végétaux sont localisés massivement dans le Carbonifère, et principalement dans le Carbonifère sup. Des genres aussi importants que *Sigillaria* n'ont pas encore été observés plus bas que le Carbonifère sup. Ce magnifique épanouissement précède un déclin d'une rapidité étonnante. Les types antécarbonifères sont peu nombreux, et certains sont même douteux en tant que membres de la classe des Lycopodiniées (*Barrandeina*).

Le petit nombre de Lycopodiniées connues de cette époque est vraisemblablement l'expression d'une pauvreté réelle et non celle d'une insuffisance de documents.

Le brusque épanouissement au Culm est suivi d'une deuxième vague au Carbonifère sup. Cette nouvelle floraison, à la fin de cette ère, ne fait aucun doute étant donné les explorations minutieuses dont les couches du Carbonifère ont été l'objet.

Les principaux genres antécarbonifères sont : *Baragwanathia*, *Drepanophycus* et *Protolapidodendron*.

Les deux premiers sont à feuilles simples, sans ligules, et herbacés.

Ces types, avec leurs sporanges, tantôt axillaires, tantôt insérés directement sur l'axe, sont très probablement des descendants des Psilophytinées, celles-ci étant elles-mêmes issues des Algues. *Drepanophycus*, *Blosenbergia*, ont un aspect encore nettement psilophytal.

On ne connaît, il est vrai, aucune Psilophytinée pouvant être considérée comme l'ascendant direct des Lycopodinées. *Asteroxylon* ressemble tout à fait, du point de vue anatomique, à un Lycopode,

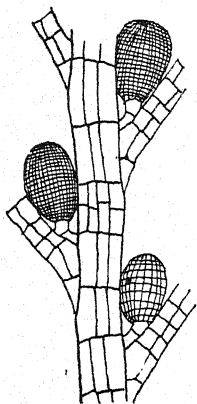


Fig. 156. — *Halopteris filicina*, avec gamétanges ♀ et ♂ (d'ap. SAUVAGEAU).

mais n'en a pas l'appareil sporifère, et ses feuilles ne sont pas complètement vascularisées. Il n'est pas douteux que des formes pré-Lycopodes ont existé parmi les premiers végétaux vasculaires. Il y a chez les Algues, même actuelles [*Halopteris* (Sphacélariales)], des formes ayant une structure générale qui évoque, à notre sens, assez bien celle qu'ont pu avoir les végétaux intermédiaires entre les Algues et les Psilophytinées souches de Lycopodinées (fig. 156). Admettons un instant qu'un tel organisme se vascularise et que des rameaux deviennent dorsiventraux (foliaires), nous ne serons pas très éloignés d'une forme pré-Lycopode (1).

Ainsi ces Lycopodes à feuilles simples dès le début ont probablement leur origine dans une lignée de Psilophytinées encore inconnues. Leur descendance est représentée par les Lycopodiacées et les Lycopodinées hétérospores sans ligule.

Les formes à feuilles bifides (*Protolépido-dron*) ont probablement une origine parallèle et indépendante dès le début. Elles ne sont pas connues avant le Dévonien sup. Leur descendance est peut-être représentée par les Lycopodinées ligulées. Il y aurait donc deux lignées principales (2).

*
**

Ces deux lignées se sont développées parallèlement; elles étaient certainement, au début, hétérospores, à sporophylles groupés en épi ou non (3). L'isospore primitive ne paraît pas douteuse; les espèces les

(1) Cet exemple n'a d'autre but que de nous montrer comment les Algues ont pu jouer un rôle dans la différenciation des Lycopodinées, par l'intermédiaire des Psilophytinées, mais non de préciser une filiation.

(2) Cette distinction de deux lignées suivant la feuille n'est pas entièrement satisfaisante, car la feuille simple peut résulter d'une concrescence d'une fourche dichotomique (voir p. 266).

(3) Il y a encore aujourd'hui, chez les Lycopodes, des espèces avec épis sporangifères différenciés (*L. clavatum*) et sans épis (*L. Selago*).

plus anciennes, comme le prouvent *Baragwanathia* et *Drepanophycus*, étaient isosporées. Chez certaines espèces, *Lepidodendron Bertrandi*, l'hétérosporie est très faible (1). Puis, elle s'est accentuée et, enfin, la tendance s'est manifestée vers la formation de l'ovule, par enveloppement du macrosporange par le sporophylle, mais aucun membre de cette grande classe n'est parvenu à former un ovule typique. De plus, seuls les Lycopodes ligulés ont montré, à ce jour, cette tendance. Ils constituent d'ailleurs un rameau phylétique beaucoup plus vigoureux que les types sans ligule.

Ces différences d'aptitudes phylétiques se retrouvent aussi sur le plan anatomique. La lignée des Ligulées a conduit la protostèle archaïque successivement aux stades de la siphonostèle à moelle mixte, puis de la siphonostèle typique et, enfin, de l'eu-stèle (Sigillaires), mettant ainsi, à cet égard, certains de ses membres à un niveau d'organisation très élevé. Chez les Aligulées, le développement anatomique n'est pas allé aussi loin. La protostèle initiale s'est surtout fragmentée pour donner une polystèle (*Lycopodium* actuels), structure d'ailleurs également connue chez les Ligulées (certaines Sélaginelles).

La lignée des Ligulées se distingue également dans la formation des coussinets foliaires. Enfin, c'est encore chez ses membres que nous voyons le dispositif verticillé se substituer à l'insertion spiralee plus archaïque.

Ces types de caractères n'évoluent pas forcément au même rythme : *Miadesmia*, très hautement différencié par ses ovules primitifs, est protostélisque, c'est-à-dire archaïque du point de vue anatomique ; les Sigillaires, anatomiquement très développées, n'ont jamais atteint l'état préovulaire.

Voyons maintenant ce que les Lycopodinéées nous enseignent au point de vue de la morphologie générale.

En ce qui concerne la *ligule*, la paléontologie ne donne aucune indication. On note que les Lycopodinéées à feuilles bifides n'ont pas de ligule. Cet organe serait-il une branche d'une fourche dichotomique, l'autre branche étant feuille ? Il existe des ligules qui ont une ressemblance frappante avec celles des Lycopodinéées chez certaines Monocotylédones (Juncaginales). P. BERTRAND considère cet organe comme étant originellement une propagule.

Quant à la feuille, ce que nous avons observé chez les Psilophytinées (*Asteroxylon*) indiquerait qu'elle proviendrait d'émergences qui se seraient peu à peu amplifiées, puis vascularisées. Les étapes intermé-

(1) *Lepidodendron oldhamius* WILL. n'est connu que par des cônes isosporés ; cette espèce était sans doute hétérosporée, comme ses congénères, mais à cônes unisexués.

diaires auraient pu être les « épines » de *Psilophyton princeps*, puis les « feuilles » d'*Asteroxylon*.

Il est possible que la feuille des Lycopodinéés ait cette origine, car la distance morphologique entre les feuilles de Lycopode et d'*Asteroxylon* n'est vraiment pas grande.

Mais des feuilles de Lycopodinéés se sont sûrement aussi formées d'une autre manière. Chez *Pseudosporochnus* (p. 117), nous avons observé la foliarisation des extrémités. Anatomiquement, ce phénomène revient à une invasion basipète d'un organisme caulinaire par la structure foliaire. Les feuilles de *Protolepidodendron*, par exemple, pourraient avoir cette origine; la feuille simple, en alène, des Lycopodes a, enfin, pu résulter de la fusion d'une fourche dichotomique foliaire (fig. 119), comme le semble indiquer la feuille bivasculaire de *Stigilaria* (fig. 142).

Ces observations projettent une certaine lumière sur l'origine de la feuille, en général, car elles sont valables pour tous les groupes végétaux. Nous connaissons, chez les Articulées, encore une autre origine (p. 193).

*
**

L'étude du sporophylle des Lycopodinéés est beaucoup plus intéressante.

La forme plus ou moins peltée du sporophylle, et la situation du sporange chez *Spencerites* (fig. 149), suggèrent l'homologie avec un écusson sporangifère de Prêle qui serait monosporangié.

Mais, chez les Lycopodinéés, on n'a jamais observé de sporophylles peltés du type courant chez les Prêles. Il n'y a toujours qu'un seul sporange par sporophylle, celui-ci étant toujours sur la face supérieure et habituellement à la base du sporophylle. De plus, la forme en écusson n'est pas l'apanage exclusif des sporophylles; on la trouve aussi chez les feuilles végétatives (*Leptophlaeum*). Le cas de *Spencerites* exprime donc une simple convergence.

L'étude des rapports de position entre la ligule et le sporange est très suggestive.

Nous avons remarqué que, sur les axes végétatifs, la ligule est située au-dessus du limbe étalé, sur le coussinet, alors que sur les axes fertiles, elle est repoussée vers le sommet du limbe, le sporange se plaçant toujours entre l'axe et la ligule.

Or, chez certaines Sélaginelles (*S. Willdenowii*, fig. 157, a), le sporange ne se forme pas sur la feuille, mais nettement sur la tige, au-dessus de l'aisselle. Chez *S. lepidophylla* et *S. selaginoides*, par contre, le sporange est presque axillaire (fig. 157, b, c).

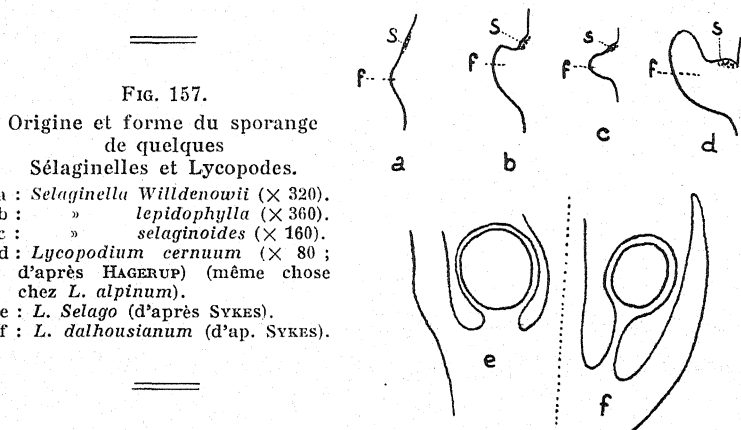
Le sporange apparaît donc comme étant primitivement un organe

complètement indépendant du sporophylle dont la place normale est sur les axes et au-dessus des ligules.

Or, ce mode d'insertion sur l'axe a précisément été observé chez les Lycopodiniées aligulées primitives (*Baragwanathia*) et existe, comme nous le verrons, chez beaucoup d'Articulées anciennes. Le sporange, primitivement isolé sur l'axe, a donc glissé vers les feuilles sous-jacentes, et, s'unissant avec lui, ces dernières sont devenues des sporophylles. Ainsi s'expliquerait le déplacement de la ligule sur la feuille sporangifère.

Chez les *Lycopodium* sans ligules, actuels, on observe des faits concordants.

L. dalhousianum, par exemple (fig. 157, f), a des sporanges axillaires



et pédonculés. Ceux de *L. Selago* (fig. 157, e) sont presque axillaires sessiles et apparaissent sur les feuilles. Chez *L. cernuum*, ils sont nettement épiphylls (fig. 157, d). Des recherches détaillées permettraient sans doute de retrouver, chez ces plantes, ce que HAGERUP a observé chez les Sélaginelles, puisque *Baragwanathia*, qui est aligulé, a souvent des sporanges indépendants.

Ces observations prouvent que la place originelle du sporange des Lycopodiniées est sur l'axe et au-dessus de la ligule, lorsqu'il y en a une, et que le sporange est un organe indépendant, autonome, enfin que le sporophylle des Lycopodiniées est un organe double, formé d'une feuille et d'un sporange concrets.

Le sporange de *Mazocarpon* est même vascularisé, ce qui est, comme nous le verrons encore plus loin, un témoignage supplémentaire de l'ancienne indépendance.

Mais il y a plus. Nous avons vu que la feuille, dans certains genres, a une tendance à entourer complètement le macrosporange d'une enve-

loppe protectrice. L'union intime du sporophylle avec le macrosporange créera ainsi l'ovule, mais le sporophylle s'appellera alors téguement et le macrosporange nucelle. La feuille portant le sporange est donc homologue d'un ovule. Chez les Lycopodiniées, l'ovule, même dans les cas les plus avancés, ne se forme pas complètement. Il appartiendra à d'autres végétaux de franchir cette étape morphologique qui fut l'une des plus importantes du monde végétal, mais il est très remarquable qu'ils aient eu cette tendance, comme les lignées qui ont réellement réussi ce tour de force.

E. — ARTICULÉES

Cette classe est caractérisée par des tiges articulées et à feuilles verticillées généralement petites. Les appareils sporifères sont habituellement des axes plus ou moins allongés appelés « épis ». Les sporanges sont plus ou moins pédonculés et souvent groupés par « sporophylles » peltés.

Ce groupe atteint, comme la classe des Lycopodiniées, son apogée au Carbonifère, puis il décline. Dans la flore actuelle, il n'est représenté que par les *Equisetum*. Beaucoup de formes éteintes sont hétérospores.

Il comprend cinq ordres : Protoarticulées, Pseudoborniales, Sphénophyllales, Cheirostrobales, Tristachyales, Equisétales. Nous ajouterons, en annexe, les Nœggerathiales.

1. — PROTOARTICULÉES

Cet ordre est représenté par deux familles très affines, les Calamophytacées et les Hyéniacées, toutes deux monotypes et du Dévonien moyen et supérieur (1). Nous y ajoutons le *g. Boegendorfia*.

Calamophytacées. — Le seul genre de la famille, *Calamophyton* KRAÜS. et WEYL., date du Dévonien moyen (fig. 158).

On en connaît deux espèces : *C. primaevum* KR. et W. et *C. Renieri* LECLERCQ.

La première était un petit arbuste (?) indistinctement articulé, irrégulièrement ramifié, à verticilles de feuilles apparemment tendres, cunéiformes, une-deux fois dichotomes (fig. 159, a), de 8-10 mm. de longueur.

Les sporanges étaient portés par des rameaux spéciaux, en verticilles-

(1) SEWARD, page 525 de son ouvrage « Plant life through the ages », fait même partir les Articulées du Silurien sup.

mères alternants, et rigoureusement homologues des rameaux feuillés : les verticilles de feuilles dichotomes sont remplacés par des sporangiophores bifides à branches recourbées terminées par un sporange ovale-allongé (fig. 159, *b*). Spores incon-
nues.

La structure anatomique de ce fossile est très mal connue. Dans les axes jeunes, on a vu une moelle triangulaire. Elle était probablement siphonostélique, avec formations secondaires.

C. Renieri est remarquable par ses axes fertiles sur lesquels des régions couvertes de sporangiophores alternent avec d'autres, stériles.

Hyéniacées. — Cette famille comprend un seul genre : *Hyenia* NATH., avec deux espèces du Dévonien moyen sup. Ce genre ressemble beaucoup au précédent, mais il est encore moins articulé que le précédent.

H. elegans KRAÜS. et WEYL. est un arbuste ramifié à rhizome, à tiges aériennes de Prêles, à feuilles plus ou moins régulièrement verticillées par quatre, en verticilles superposés, très étroites (1 mm.) et longues de 1-2,5 cm., plusieurs fois dichotomes (fig. 160, *a*).

Les sporophylles sont à l'extrémité des rameaux et homologues des laciniures comme le montre la figure, des feuilles végétatives.

On ne sait rien de l'anatomie. La tige était pleine.

H. sphenophylloides NATH. a des feuilles verticillées par trois et moins divisées que dans l'espèce précédente. On n'en connaît pas les sporophylles.

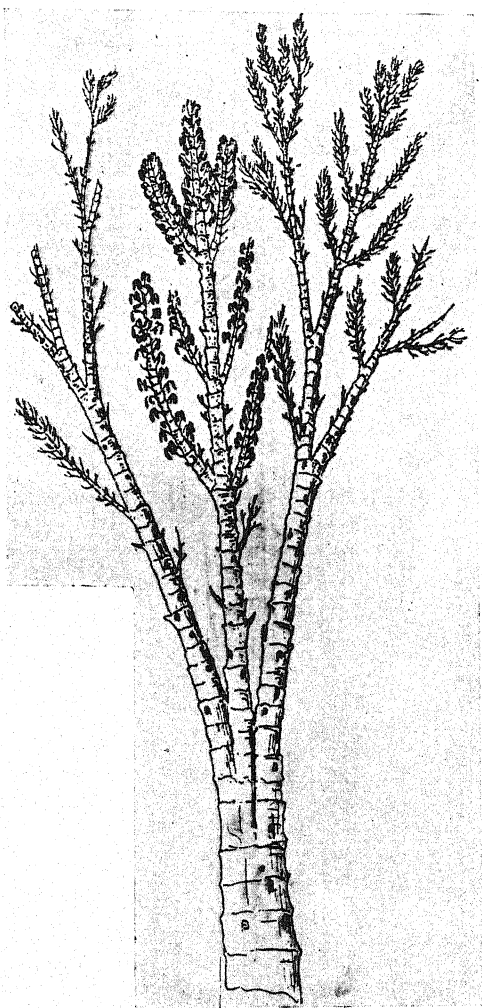


FIG. 158. — *Calamophyton primaevum* KR. et WEYL., du Dév. moyen. Reconstruction 1/2 nat. (d'après K. et W., pris dans HIRMER).

Bœgendorfia. Ce g., représenté par *B. semiarticulata* GOTH. et ZIMM.-WALD., du Dévonien sup., est rattaché provisoirement aux Protoarticulées. C'est

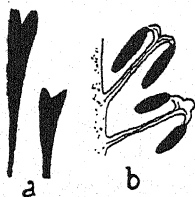


FIG. 159.

FIG. 159. — *Calamophyton primævum* KR. et W., du Dév. moyen.

a : feuilles. — b : sporangiophores (d'après KRAÜSEL et WEYLAND).

FIG. 160. — *Hyenienia elegans* KR. et W., du Dév. moyen.

a : feuille. — b : sporangiophores (d'après KRAÜSEL et WEYLAND).

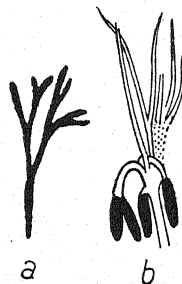


FIG. 160.

une plante à corps végétatif d'Articulée et à appareil fructifère de Lycopodiinée.

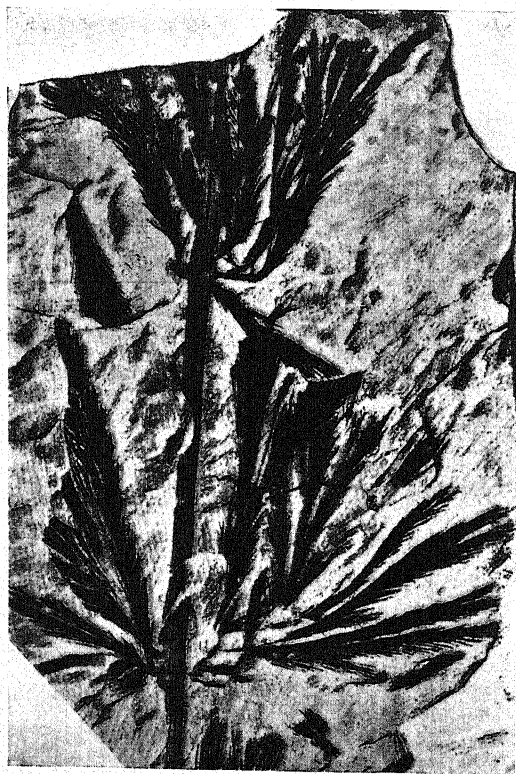


FIG. 161. — *Pseudobornia ursina* NATH., du Dév. sup.
Rameau du 2^e degré avec feuilles (2/5; pris dans HIRMER, d'après NATHORST)

2. — PSEUDOBORNIALES

Ce groupe est représenté par une famille, les Pseudoborniacées avec un genre et une espèce, *Pseudobornia ursina* NATH., du Dévonien sup. de l'Ile des Ours.

Cette espèce, incomplètement connue aussi, était nettement articulée et verticillée-ramifiée. Les tiges mesuraient jusqu'à 6 cm. de diamètre.

Les feuilles étaient portées par les ramifications de deuxième ordre. Elles étaient en verticilles probablement superposés non alternes, de quatre feuilles, courtement pétiolées, dichotomes, à lobes finement laciniés et veinés en éventail (fig. 161).

Les appareils sporifères avaient jusqu'à 30 cm. de longueur; ils étaient groupés par plusieurs au voisinage des extrémités des ramifications de premier ordre. Les sporophylles étaient verticillés, mais nous n'en connaissons pas la structure.

L'anatomie n'a pu être étudiée; la tige était pleine.

3. — SPHÉNOPHYLLALES

Les Sphénophyllales sont des Articulées paléozoïques. L'ordre comprend une famille, les *Sphénophyllacées* avec un genre unique, le *g. Sphenophyllum* BRONGT., ayant vécu du Dévonien sup. au Trias inf.

LIGNIER a le premier reconnu que ces végétaux sont des Articulées.

Les Sph. sont des végétaux herbacés et en partie probablement des lianes (*Sph. spinulosum*), peut-être aussi saprophytes (P. BERTRAND), à tiges pleines, articulées, très flexibles, grêles (diamètre maximum : 1 cm.), à ramification monopodiale et rameaux secondaires plus ou moins axillaires (1).

Les entre-nœuds sont ornés de sillons superposés d'un nœud à l'autre, non alternes.

Les feuilles sont fixées aux nœuds, par verticilles superposés de 3 ou de multiples de 3 (nombre max. : 18), parcourues par des nervures dichotomes; elles sont tantôt toutes en lobes cunéiformes (*Sph. speciosum* ROYLE, fig. 162, f), tantôt toutes laciniées (*Sph. tenerrimum* ETTINGH., fig. 162, a, b; *Sph. myriophyllum* CREPIN, fig. 165, c).

Certaines espèces sont hétérophylles, comme nos Renoncules d'eau, avec les feuilles inférieures divisées et les supérieures à limbe; d'autres, enfin, avaient des feuilles divisées sur les rameaux de

(1) La naissance précise des rameaux n'est pas connue.

premier ordre et entières sur ceux d'ordre supérieur (*Sph. cuneifolium* STERNBG., fig. 162, d; *Sph. verticillatum* SCHLOTH., *Sph. majus* BRONN, fig. 162, g, k). *Sph. spinulosum* HARTG., du Carb. sup., avait un feuillage intermédiaire, à feuilles entières et divisées. Dans les parties inférieures, les feuilles étaient remplacées par des crochets (épines).

Le bord des feuilles est ou entier (*Sph. speciosum*, fig. 162, e, f), ou denté sur le bord tronqué (*Sph. cuneifolium*, fig. 162, d).

Les verticilles des espèces à feuilles entières présentent parfois

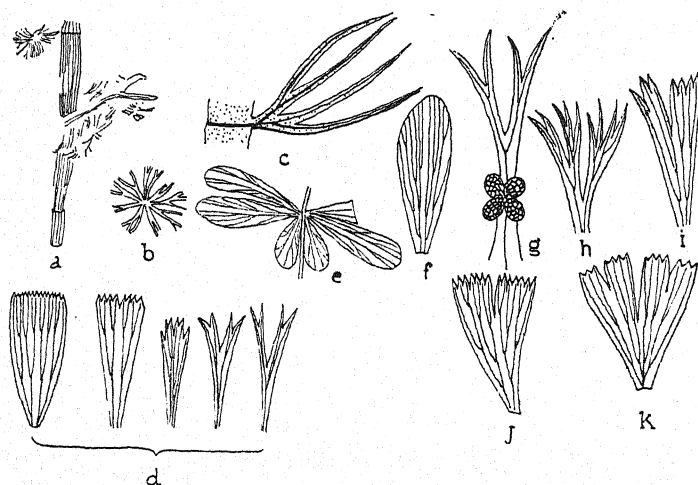


FIG. 162. — Diverses feuilles de *Sphenophyllum*.

a, b : *Sph. tenerimum* ERR., Dév. sup. - Carb. sup. (grand. p. nat. ; d'après STUR).
c : *Sph. myriophyllum* CRÉPIN, Carb. sup. moyen (d'après ZEILLER). — d : *Sph. cuneifolium* STERNBG., Carb. sup. (× 2; d'après STUR et JONGMANS). — e, f : *Sph. speciosum* ROYLE, Gondwana (grand. p. nat.). — g-k : *Sph. majus* BRONN, Carb. sup. (× 2; d'après JONGMANS) (d'après les travaux récents, les 4 sporanges n'étaient pas sessiles sur les feuilles, mais portés par un sporangiophore, lequel se confond donc, sur la figure, avec le limbe).

une hétérophylie quant à la dimension (*Sph. speciosum*, fig. 162, e, f).

Dans l'ensemble, les espèces anciennes ont des feuilles très divisées et petites, alors que chez les récentes le limbe large et étalé prédomine, allant de pair avec une augmentation de taille (LIGNIER).

Les *Sph.* sont presque toutes homosporées; l'hétérosporie est rare (*Sph. verticillatum* SCHLOTH.).

L'appareil sporifère est connu sous le nom de *Sphenophyllostachys* (*Bowmanites*) quand il est en épis. Ceux-ci sont terminaux, étroits, et très allongés.

Voici quelques exemples de structure d'appareils sporifères de *Sph.* *Sphenophyllostachys Dawsoni* WILLS. est la fructification de *Sph. cuneifolium* STERNBG. (fig. 163, a-c et 162, d).

Cet appareil sporifère (12 cm. \times 1) porte des verticilles de sporophylles densément imbriqués, formés d'un nombre de pièces multiple

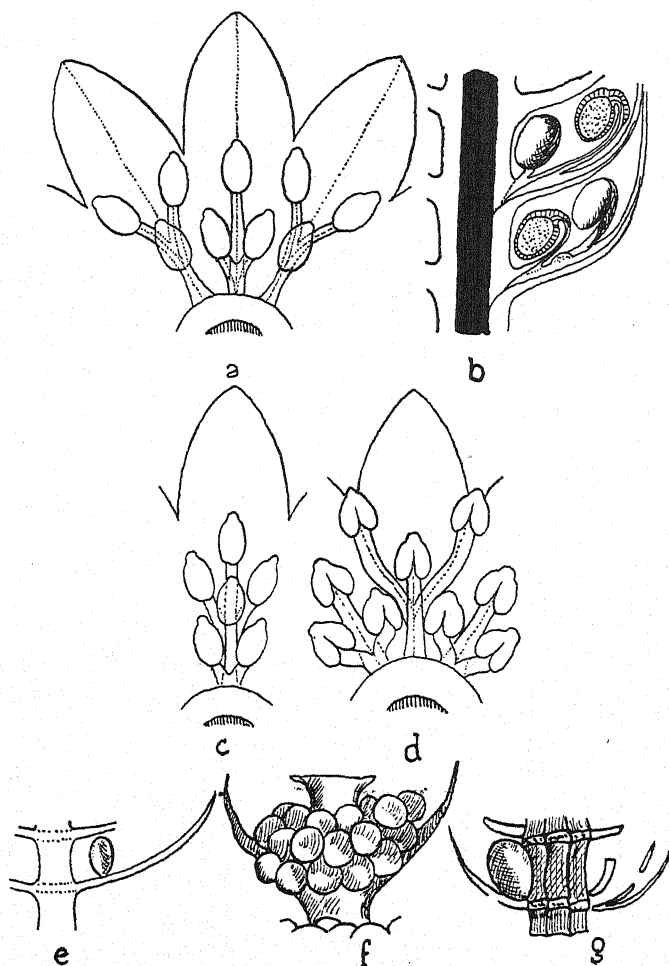


FIG. 163. — Appareil reproducteur des Sphénophyllales.

a : *Sphenophyllostachys Dawsoni* WILL., Carb. sup. ; fragment de verticille d'épi vu de face. — b : fragment d'épi vu en coupe longitudinale. — c : variété à 6 sporanges. — d : *Sph. Roemeri* SOLMS-LAUB., Carb. sup. — e : *Sph. trichomatosum* STUR. Carb. inf. - Carb. sup. — f, g : *Sph. verticillatum* SCHLOTHEIM, Carb. sup. (f : microsporangies ; g : macrosporangies).

de 3 (de 4 à 7 fois 3) (1). Ces sporophylles sont, en réalité, des unités doubles, car ils sont composés de deux parties superposées, l'infé-

(1) On ne sait pas exactement si, dans cette espèce, les verticilles de sporophylles alternent.

rieure foliacée (bractées), la supérieure fertile. Les bractées sont plus ou moins conrescentes à la base et constituent une sorte de collerette. La partie fertile est divisée, suivant la variété considérée, en trois ou six branches recourbées et disposées dans un ordre qui utilise le mieux la place disponible. Chaque ramification est terminée par un sporange.

Bractées et sporangiophores sont vascularisés.

L'espèce est isosporée (1).

L'axe de l'inflorescence avait la structure anatomique de la tige des *Sphenophyllum*.

Sph. Roemeri SOLMS-LAUB. (fig. 163, d), du Carbonifère sup. moyen, a des verticilles sporangifères superposés avec sporangiophores trifides, chaque branche étant terminée par 2 sporanges. Ces sporanges doubles peuvent être interprétés comme fixés au bout d'une dichotomie très courte.

Chez *Sph. fertilis*, les verticilles fertiles et stériles sont hexamères et superposés. Les bractées des verticilles stériles sont bifides; les éléments des verticilles fertiles sont ramifiés (14-18 branches) et chaque ramification est terminée par deux sporanges (S. LECLERQ).

Sphenophyllum majus BRONN. (fig. 162, g) n'a pas d'épi sporangifère. Les bractées, semblables aux feuilles végétatives, portent à l'aisselle des sores de 4-6 sporanges fixés au bout d'un sporangiophore.

Chez *Sph. trichomosum* STUR. (fig. 163, e), chaque feuille ne porte, près de la base, qu'un seul sporange sessile ou très courtement pédonculé.

Sph. tenerimum, répandu dans tout le Carbonifère, a un sporange unique sessile et axillaire. Enfin *Sph. verticillatum* SCHLOTH. est une espèce hétérosporee à épis sporifères unisexués. Les macrosporanges (fig. 163, g) sont solitaires, axillaires sessiles, les microsporanges étaient vraisemblablement ramifiés comme chez *Sphenophyllostachys* (fig. 163, f).

On se reportera, pour l'interprétation de ces structures, à la page 194.



L'anatomie des *Sph.* est caractéristique. Elle indique que les *Sph.* ont été des lianes.

Les *Sph.* sont protostéliques, exarches. Le bois est presque exclusivement formé de trachéides. Dans la structure primaire de la tige, il y a un massif central de bois centripète commandé par trois paires de pôles. Il en résulte la structure particulière du « cœur » si caractéristique (fig. 164). Le protoxylème est spiralé ou réticulé, le métaxylème à parois radiales aréolées.

(1) Cependant, THODAY (*New Phytologist*, vol. V, p. 91) indique qu'elle serait hétérosporee, avec microsporanges à la base et macrosporanges au sommet.

Dans les organes plus âgés, la structure est compliquée par l'apparition rapide de formations secondaires dans la stèle et dans l'écorce (fig. 165).

Le bois secondaire a des parois radiales ponctuées comme le métaxylème, plus rarement scalariformes. Il apparaît dans les parties concaves de la stèle primaire (fig. 164) et se développe jusqu'à former un massif ligneux cylindrique; puis l'activité du cambium s'étend et gagne la région des pôles ligneux, mais en donnant, à leur niveau, un bois de diamètre plus petit. Des rayons parenchymateux comparables à des rayons médullaires parcourent le bois secondaire, mais, en général, ne sont bien formés qu'en face des pôles ligneux primaires; ailleurs il n'y a, en guise de rayons, que des files de cellules parenchymateuses plus ou moins longues coincées dans du bois.

Le liber est formé de tubes criblés et de parenchyme libérien.

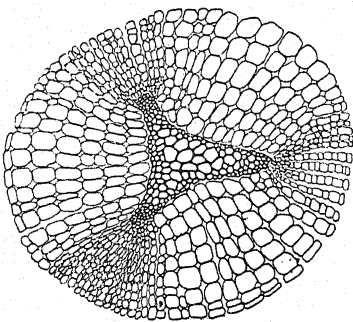


FIG. 164.

FIG. 164. — Tige de *Sphenophyllum* (pris dans ZEILLER).

Autour de la coupe triangulaire du bois primaire exarche (les pôles ne sont pas reconnaissables dans cette figure), on voit les premières formations ligneuses secondaires.

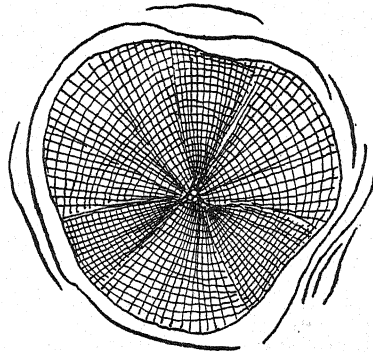


FIG. 165.

FIG. 165. — Tige âgée de *Sph. plurifoliatum* WILL., du Carb. moyen.

Le bois seul a été figuré. Les formations secondaires corticales ont été simplement indiquées. Au centre, le bois primaire ($\times 7$; d'après WILLIAMSON).

L'écorce secondaire a son origine dans les couches les plus profondes de l'écorce, peut-être même dans le péricycle et dans les éléments parenchymateux du liber secondaire. Elle peut avoir une structure concentrique par différenciation discontinue du phelloderme.

La stèle foliaire ne diffère pas de celle de la tige; elle est concentrique, comme dans la tige. On note l'absence de tissu palissadique. L'épiderme est souvent très épais (*Sph. quadrifidum*).

Une espèce de *Sph.* (*Sph. insigne*) mérite de retenir un peu plus longuement notre attention.

Cette espèce (fig. 166) du Carbonifère inf. se distingue par la présence, aux trois angles du bois primaire, d'une « boucle », contenant les pôles, située à l'emplacement du protoxylème, exactement à la

place de canaux carénaux de la tige des *Calamites* et de nos Prêles actuelles. Elle a aussi la même position que les canaux de certains Conifères (1).

Au cours des émissions foliaires, la boucle s'ouvre, et l'arc émis subit une dichotomie hâtive, suivie d'autres, donnant les cordons destinés à la feuille (P. BERTRAND).

Ce *Sph.* remarquable possède aussi un métaxylème presque entièrement scalariforme; seules les trachéides centrales sont ponctuées sur les parois tangentielles. Le bois secondaire a des rayons typiques.

Les racines des *Sph.* (fig. 167) ont un cylindre ligneux de protoxylème 2-4-arche (la triarchie est rare), exarche, et beaucoup de bois secondaire,

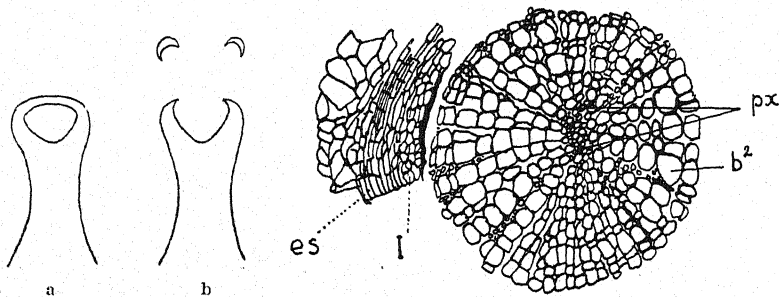


FIG. 166.

FIG. 167.

FIG. 166. — *Sphenophyllum insigne* WILL., du Carb. inf.

Branche du bois primaire avec la boucle homologue de celle des Fougères et du canal sécréteur des Pins. — a : boucle fermée. — b : boucle au moment de l'émission foliaire (d'après PAUL BERTRAND).

FIG. 167. — Racine diarche de *Sphenophyllum*.

px : pôle du protoxylème. — b² : bois secondaire. — l : liber.
es : écorce secondaire (× 25; pris dans SCOTT).

avec rayons parenchymateux. Le périderme est, comme dans la tige, d'origine péricyclique ou libérienne.

4. — CHEIROSTROBALES (CHEIROSTROBACÉES).

Cet ordre, voisin des *Sph.*, est représenté par une seule espèce, *Cheirostrobus pettycurensis* SCOTT. du Carbonifère inf. d'Ecosse. On n'en connaît qu'un cône de 3,5 cm. de diamètre, formé de verticilles fertiles et stériles d'environ 12 pièces peltées chacun (fig. 168); les sporangiophores sont soudés à

(1) CHAUVÉAUD a attiré l'attention sur l'homologie de structure entre les tiges de *Sph.* et l'axe hypocotylé de *Cryptomeria japonica*.

la bractée. Bractées et sporangiophores étaient trifides, et chaque branche du sporangiophore portait quatre sporanges très allongés et isosporés.

La structure anatomique de l'axe du cône est une protostèle à 12 pôles exarches et à métaxylème aréolé. Au centre, il y a une moelle mixte. Il y avait probablement des formations secondaires dans les axes d'un certain âge.

Les affinités de ce type sont complètement ignorées. Certains caractères les

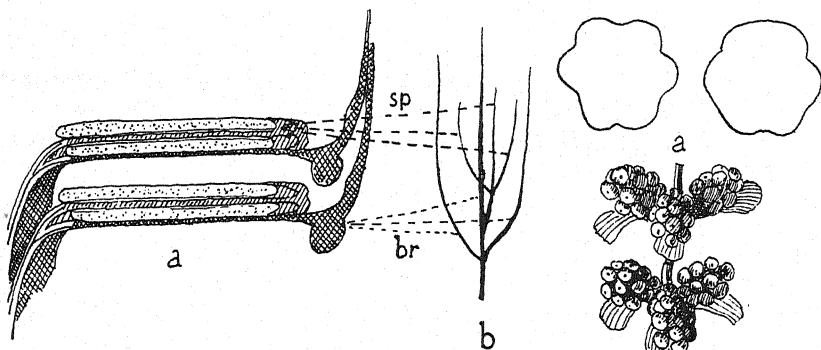


FIG. 168.

FIG. 168. — *Cheirostrobos pettycurensis*.

a : deux éléments du cône
vus en coupe longitudinale
(pris dans HIRMER).

b : schéma montrant la structure
du complexe bractée + sporangiophores
(d'après BOWER).

FIG. 169. — *Tristachya Raciborskii* LILP.

a : sections de la tige.

b : ensemble de plante ? (reconstitution)
(d'après LILPOP).

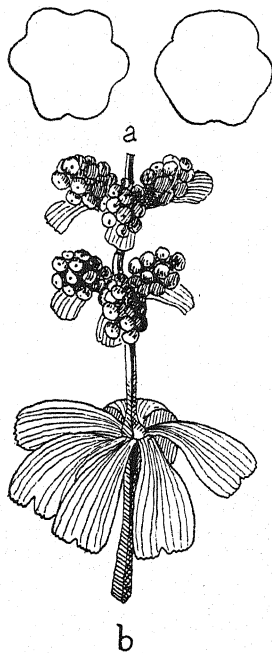


FIG. 169.

rapprochent des *Sph.*, mais les sporanges très allongés et la structure anatomique, à moelle mixte, les en éloignent.

5. — TRISTACHYALES

Ce groupe n'a été reconnu qu'en 1937, par I. LILPOP. Il est représenté par un seul genre comprenant une seule espèce connue à l'état d'empreinte : *Tristachya Raciborskii* LILP., du Permo-Carbonifère (calcaires de Karnowice, Pologne), type des Tristachyacées.

Ces végétaux, faute de documents suffisants, avaient été confondus jadis avec les *Sph.* Il convient d'en faire un ordre spécial.

T. Raciborskii (fig. 169) est une plante à tiges grêles de quelques millimètres de diamètre, renflées aux nœuds, à entre-nœuds de 6-40 mm. de

longueur, à section triangulaire ou obtusément sexangulaire, à verticilles foliaires hexaphylles et superposés. Les feuilles sont cunéiformes plus ou moins émarginées et nervées, à bord entier, sauf à l'extrémité qui est finement denticulée. Une seule nervure passe de la tige dans le limbe; mais, dès la base, elle est plusieurs fois dichotome, de sorte qu'il en résulte une nervation de *Sphenophyllum* typique.

Les organes reproducteurs attribués à l'espèce (1) sont en verticilles de trois épis superposés et espacés; les épis sont sessiles, elliptiques, longs de 14 mm. \times 8 mm., insérés légèrement au-dessus de feuilles (bractées); ils sont formés de 18-24 sporangiophores peltés, insérés sur l'épi en verticilles alternants.

Le caractère articulé de la plante, sa structure verticillée, la nature équisétale des épis sporangifères, classent ce genre parmi les Articulées.

T. possède à la fois des caractères de *Sph.* (feuilles) et d'Equisétales (sporangiophores peltés sans bractées intercalées).

6. — ÉQUISÉTALES (CALAMARIÉES)

Ce groupe, le plus important des Articulées, a fait son apparition au Dévonien sup.

Les *E.* actuelles sont des végétaux herbacés de taille modeste, sauf rares exceptions. Notre *Equisetum maximum* peut atteindre près de 2 m. de hauteur; *E. Schaffneri* MILDE, de l'Amérique du Sud, a des tiges de 2 m. de hauteur et 10 cm. de diamètre. C'est la Prêle vivante la plus « arborescente ».

Parmi les *E.* fossiles, il y a, par contre, un grand nombre d'arbres.

Les *E.* sont des végétaux à ramification monopodique (2). Les feuilles verticillées sont plus ou moins développées, parfois très réduites, à l'état de gaine dentée, comme chez nos espèces actuelles, uninervées, généralement entières, parfois dimorphes. Beaucoup d'espèces sont hétérophylles. Les *Annularia* sont des extrémités feuillées de grandes *E.* paléozoïques.

L'appareil sporifère est en « épis » terminaux solitaires ou en groupes. Il est formé exclusivement de sporophylles fertiles ou de verticilles fertiles et stériles.

Les sporophylles sont habituellement peltés et les sporanges isosporés ou hétérosporés.

Anatomiquement, les *E.* sont caractérisées par une moelle volumineuse, caduque. La stèle est une eu-stèle, les parties libéro-ligneuses formant des faisceaux collatéraux complètement séparés par des rayons médullaires. Le bois primaire, chez certaines espèces anciennes (*Pro-*

(1) Les organes reproducteurs n'ont pas encore été trouvés en connexion avec les tiges feuillées.

(2) Dans les racines d'*Asterocalamites*, HIRMER a signalé une dichotomie.

tocalamites pettycurensis SCOTT), est encore mésarche, mais chez presque toutes les autres espèces, est plus ou moins endarche. Le protoxylème est rapidement résorbé en laissant autant de cavités qu'il y a de pôles ligneux.

L'ordre des E. comprend trois familles : les Astérocalamitacées, les Calamitacées et les Equisétacées.

Astérocalamitacées.

Cette famille est représentée par un seul genre bien défini, le g. *Asteroca-*

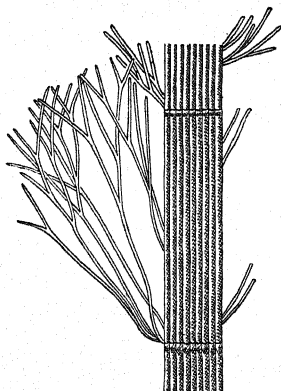


FIG. 170.



FIG. 171.

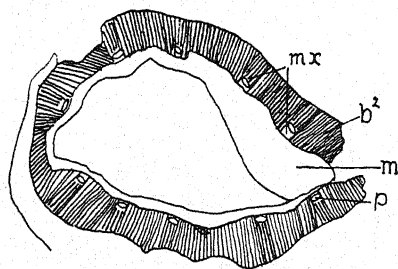


FIG. 172.



FIG. 173.

FIG. 170. — *Asterocalamites scrobiculatus* SCHLOTH. (pris dans ZEILLER).

FIG. 171. — *Asterocalamites scrobiculatus* SCHLOTH. Epi sporangifère (d'après STUR, pris dans HIRMER).

FIG. 172. — Coupe d'une tige d'*Asterocalamites Gæpperti* SOLMS-LAUB., du Carb. inf.

m : moelle. — p : protoxylème. — mx : métaxylème. — b² : bois secondaire (pris dans HIRMER).

FIG. 173. — Course des faisceaux dans une tige d'*Asterocalamites* (schéma).

lamites SCHIMP. (*Bornia* auct., non STERNBG. ; *Archaeocalamites* STUR) (1), qui a vécu du Dévonien moyen au Carbonifère infér. Les autres, *Autophyllitis* GR. EURY, du Carbonifère sup. ; *Pothocitopsis* NATH., du Culm du Spitzberg, *Sphenasterophyllites* STERZEL, du Carbonifère sup., sont assez mal connus.

Les *Asterocalamites* (fig. 170) étaient des Prêles plus ou moins arborescentes, irrégulièrement ramifiées, à racines dichotomes, à tiges monopodiques, avec les côtes des entre-nœuds superposées, non alternantes.

Feuilles verticillées ayant jusqu'à 10 cm. de longueur et plusieurs fois ramifiées, comme celles d'*Hyenia elegans* (fig. 160).

Les appareils sporifères sont composés de verticilles de sporangiophores 4-sporangés; çà et là, un verticille de feuilles stériles est intercalé (fig. 171).

Anatomiquement, les A. montrent (*A. Goepperti* SOLMS-LAUBACH, du Carbonifère inf.) une moelle centrale résorbée, des faisceaux en nombre égal à celui des feuilles parcourant tout droit les nœuds, en décrivant simplement à chaque articulation une petite boucle (fig. 172, 173). Le protoxylème est presque endarche, avec métaxylème centripète à peu près nul, métaxylème centrifuge peu développé et intimement en contact avec le bois secondaire très abondant. Le bois a des parois radiales plus ou moins aréolées et scalariformes.

Les rayons médullaires secondaires ont la largeur d'une seule cellule et sont hauts de plusieurs. L'écorce a également des formations secondaires.

Calamitacées.

Les C. sont de grandes Prêles en arbres jusqu'à 10 m. de hauteur, avec un tronc de 1 m. de diamètre à feuilles non divisées. Les entre-nœuds se succèdent en alternance, sauf chez *Mesocalamites* HIRMER, où persiste la superposition ancestrale.

Les appareils sporifères sont composés de verticilles fertiles et stériles qui se succèdent suivant un ordre caractéristique pour les divers genres ou espèces.

La famille des C. compte un grand nombre de genres, mais on s'est rendu compte que beaucoup désignent des parties d'espèces appartenant presque toutes au g. *Calamites* SUCKOW : *Asterophyllites* BRONGT., *Annularia* STERNB., *Calamariophyllum* HIRMER, sont des feuilles de *Calamites*; *Arthropitys* GOEPP., *Arthrodendron* WILL. et SCOTT, *Calamodendron* BRONGT., sont des tiges; *Astromylon* WILL., *Pinnularia* LINDL. et HUTT., *Radicites* POT., des racines; *Calamostachys* SCHIMP., *Palæostachya*, etc., des appareils sporifères, etc.

Les C. ont vécu du Carbonifère inf. à la fin du Permien inf. On ne connaît pas de *Calamites* certaines plus anciennes.

Mesocalamites HIRMER. — Ce genre, du Carbonifère inf., a été séparé des *Calamites*, en raison de sa morphologie, intermédiaire entre celle des *Astero-*

(1) Les restes du Dévonien sup., attribués à *Asterocalamites*, appartiennent à d'autres genres (*Pseudosporochnus*, *Protolopododendron* ou *Pseudobornia*).

calamites et des *Calamites* proprement dites. Les nœuds se succèdent sur un même individu, tantôt en alternance, tantôt en superposition. On en connaît plusieurs espèces.

Protocalamites SCOTT. — Ce genre monotype est également intermédiaire entre les *Asterocalamites* et les *Calamites*. *P. pettycurensis* SCOTT, des *Calca-*

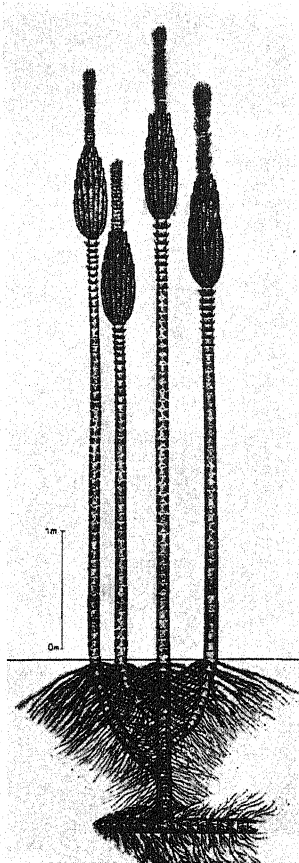


FIG. 174.

FIG. 174. — *Calamites (Stylocalamites) Schulzi* STUR. Reconstruction (d'après HIRMER).

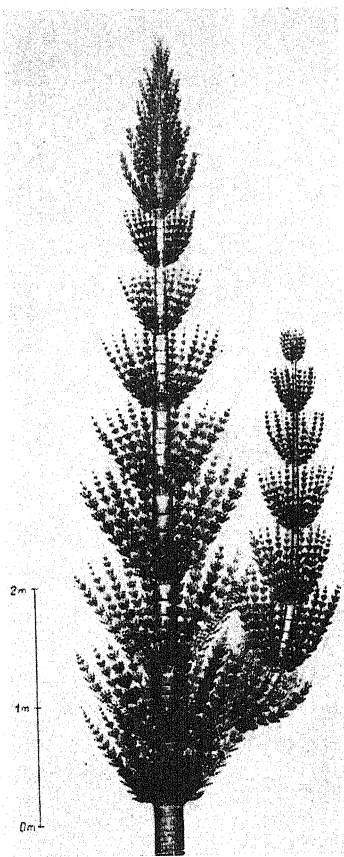


FIG. 175.

FIG. 175. — Reconstitution d'une Calamite du type *Calamitina (C. Sachsei)* STUR (d'après HIRMER).

rous Sandstone Series de Pettycur (Ecosse), a des entre-nœuds alternants, comme les vraies *Calamites*, mais ses faisceaux sont nettement mésarches. C'est la seule espèce de Calamitacées ayant nettement du métaxylème centripète.

Calamites SUCKOW. — Les C. (Carb. sup. - Permien inf.) sont de très grandes Prêles, arborescentes pour la plupart, à écorce assez lisse, pourvues de rhizomes et de racines (naturelles ou adventives). Les rameaux naissent entre deux feuilles et un peu au-dessus des verticilles foliaires. Ils ne sont donc pas axillaires.

La ramification a lieu selon trois types :

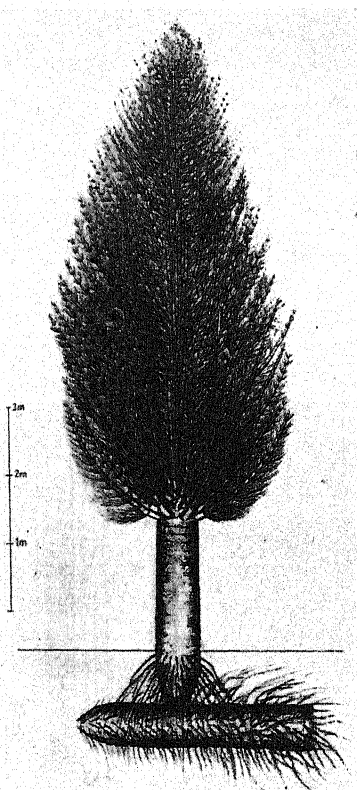


FIG. 176.



FIG. 177.

FIG. 176. — *Calamites* (*Eucalamites*) *multiramis* WEISS. Reconstitution (d'après HIRMER).

FIG. 177. — *Asterophyllites equisetiformis* SCHLOTH. (pris dans ZEILLER).

1° Tiges (trones) simples ou très peu ramifiées, ou ramifiées dès la base, donnant ainsi à la plante un aspect multicaule : *Stylocalamites* (fig. 174).

2° Tiges régulièrement ramifiées par verticilles espacés de plusieurs entrenœuds; ces rameaux sont eux-mêmes ramifiés : *Calamitina* (fig. 175).

3° Tiges régulièrement ramifiées avec des verticilles de 2 à n rameaux presque à chaque entrenœud : *Eucalamites* (fig. 176).

On a essayé d'utiliser ces divisions dans un but de classification naturelle, mais on s'est rendu compte qu'elles sont artificielles.

Elles ne sont donc maintenues que pour la classification provisoire des fragments ou empreintes d'attribution encore incertaine.

Sur les tiges de premier ordre, les feuilles étaient petites, linéaires et souvent libres, tandis que, sur les tiges d'ordre supérieur, elles étaient de formes variées (équisétiformes ou limbées) et ont été décrites sous les noms d'*Asterophyllites* (fig. 177), d'*Annularia* (fig. 178) ou de *Calamariophyllum*. Les *Annularia* ont été longtemps interprétés comme plantes flottantes, jusqu'au jour où une espèce stéphanienne bien connue, *A. stellata* SCHLOTH., a été trouvée en connexion avec des organes de C.. On sait aujourd'hui que cet *A.* est le feuillage de *C. multiramis* WEISS (1).

L'appareil sporifère des C. forme des sortes d' « épis » terminaux et solitaires ou en verticilles. Il a reçu les noms de *Calamostachys* et

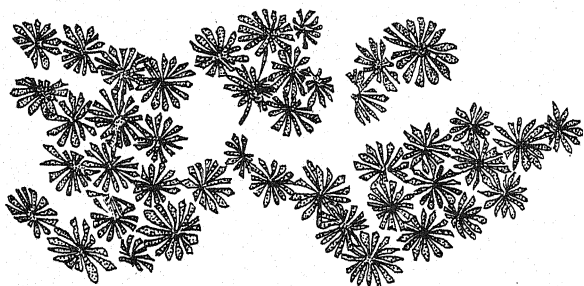


FIG. 178.

FIG. 178. — *Annularia sphenophylloides* ZENKER (pris dans ZEILLER).

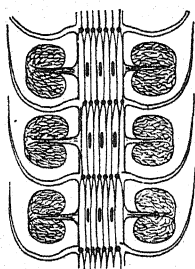


FIG. 179.

FIG. 179. — *Calamostachys* (pris dans ZEILLER).

de *Palaeostachya* ; *Metacalamostachys* HIRMER, *Macrostachya* SCHIMP., *Huttonia* STERNBG., etc., désignent des empreintes.

Les *Calamostachys* (fig. 179) ont des sporangiophores peltés 4-sporangiés insérés perpendiculairement à l'axe à mi-chemin entre les verticilles de bractées. Les bractées intercalées sont parfois légèrement concrescentes entre elles et plus ou moins peltées (*C. borgiensis* REN.) à la manière des sporophylles des Lépidodendrons.

Il y a presque toujours, par paire de verticilles, moitié moins de sporangiophores (6-18) que de bractées (12-36). Les sporangiophores de deux verticilles successifs sont superposés, mais les verticilles des bractées alternent régulièrement, de sorte qu'il en résulte un ordre particulier (fig. 180). Bractées et sporangiophores reçoivent séparément leur vascularisation de l'axe central.

Les *Calamostachys* sont homosporés (*C. Grand'Euryi* REN., *C. Binneyana* CARR., etc.) ou hétérosporés (*C. tuberculata* STERNBG. [2],

(1) L'appareil sporifère de ce C. est *Calamostachys tuberculata* STERNBG.

(2) *C. tuberculata* est l'appareil sporifère de *Calamites multiramis* WEISS ; le feuillage de l'espèce est *Annularia stellata*.

C. Casheana WILL. [fig. 181]). Chez certaines espèces normalement homosporées, on peut voir, dans certains sporanges, un début d'hétérosporie (*C. Binneyana*). L'hétérosporie se manifeste non pas dans une zone déterminée de l'épi, comme chez les Lycopodiniées, mais à l'intérieur d'un petit groupe de quatre sporanges d'un sporophylle fertile, comme chez les *Pilularia*.

Les *Palaeostachya* WEISS représentent un autre type d'appareil sporifère de *Calamites*.

Ce type diffère du précédent par ses sporangiophores 4-sporangiés presque axillaires (fig. 182). Les verticilles des sporangiophores étaient, comme chez *Calamostachys*, superposés, mais on ne connaît

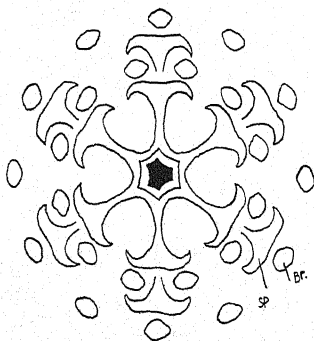


FIG. 180.

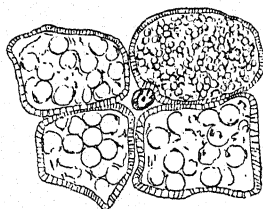


FIG. 181.

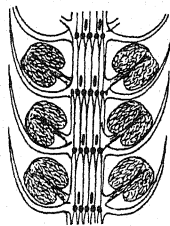


FIG. 182.

FIG. 180. — Diagramme montrant la position des bractées (Br) et des sporangiophores (sp) chez *Calamostachys Binneyana* (d'après HIRMER).

FIG. 181. — *Calamostachys Casheana* WILL. (pris dans ZEILLER).

FIG. 182. — *Palaeostachya* (pris dans ZEILLER).

pas exactement la situation des verticilles de bractées. La branche vasculaire du sporangiophore suit un tracé qui montre clairement, comme on l'admet généralement, que le dispositif des *Calamostachys* est plus primitif (fig. 183).

Il y a des *Palaeostachya* homosporés (*P. vera* SEWARD, du Westphalien ; *P. gracilis* REN., du Permien d'Autun) et hétérosporés (*P. equisetiformis* REN.).

Les *Metacalamostachys* (*M. palaeacea* STUR), connus seulement à l'état d'empreintes, sont très intéressants par leurs sporangiophores monosporangiés et insérés sous les bractées stériles (fig. 184).

L'anatomie des *Calamites* montre que les faisceaux primaires alternent d'un entre-nœud à l'autre en se divisant suivant le schéma ci-contre (fig. 185) ; à l'endroit de la bifurcation est émise une troisième branche destinée à la feuille.

Il y a des courses de faisceaux encore plus complexes.

Les tiges sont eustéliques (fig. 186), avec moëlle creuse au centre, à protoxylème endarche ou plus ou moins nettement mésarche; le métaxylème

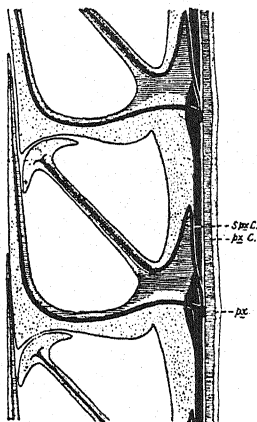


FIG. 183.

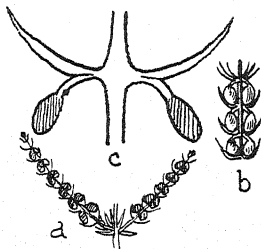


FIG. 184.

FIG. 183. — Schéma de la course des faisceaux chez *Palaeostachya vera* SEW. (d'après HICKLING, pris dans HIRMER).

FIG. 184. — *Metacalamostachys palaeacea* STUR.

a, b : éléments de l'appareil sporifère.
c : schéma (d'après KINSTON).

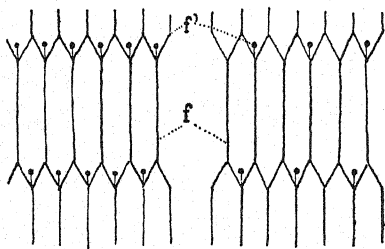


FIG. 185.

FIG. 185. — Schéma de la course des faisceaux de la tige et des feuilles chez les *Calamites*.

f : faisceaux de la tige.
f' : faisceaux de la feuille.

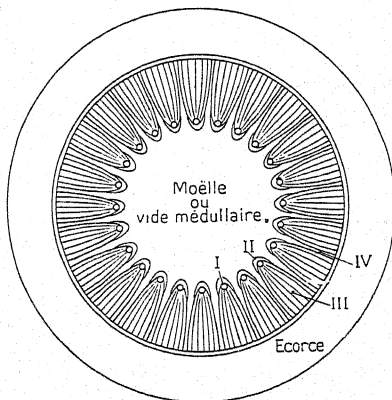


FIG. 186.

FIG. 186. — Schéma de la structure anatomique d'une tige de *Calamites*.

I : protoxylème détruit; canal carinal. — II : métaxylème.

III : bois secondaire. — IV : rayon médullaire (d'après ZIMMERMANN).

centripète, lorsqu'il existe, est toujours réduit. Le protoxylème lui-même est résorbé et remplacé par des canaux carinaux.

Les tiges âgées offrent des formations secondaires très abondantes. Le bois secondaire a la même structure que le métaxylème, de sorte qu'il est très difficile de l'en distinguer. Le liber entoure le bois.

Chez beaucoup de *C.* récentes (du Carbonifère sup. et du Permien), les rayons médullaires, au lieu de rester entièrement parenchymateux, différencient des fibres sclérifiées. Dans ces espèces, le bois secondaire montre donc une différenciation fonctionnelle et anatomique très semblable à celle qui existe chez les Phanérogames : des trachéïdes qui sont des éléments vasculaires proprement dits, des fibres de sclérenchyme constituant un appareil de soutien, du parenchyme où des matières de réserve peuvent être accumulées.

L'écorce est également le siège de formations secondaires. On n'a encore vu ni stomates ni lenticelles.

Cet ensemble de caractères (eustélie, réduction ou absence du métaxylème

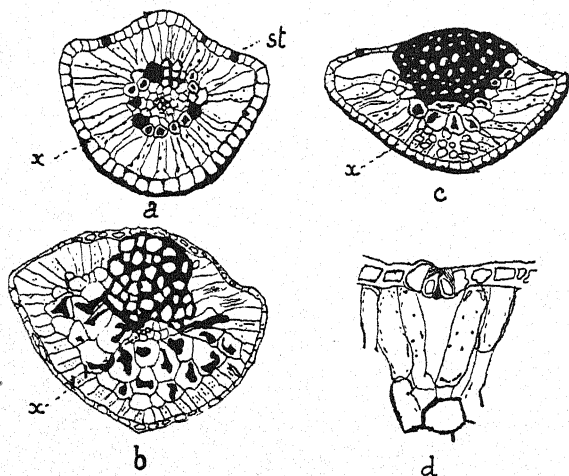


FIG. 187.

Feuilles
de *Calamites*
(*Asterophyllites*).

a : *A. charaeformis*
STERNBG.

b : *A. Scotti*
THOMAS.

c : *A. grandis*
STERNBG.

d : coupe montrant
un stomate
(d'après H. THOMAS).

centripète, différenciation fonctionnelle du bois secondaire), marque un progrès très net sur les structures des végétaux plus anciens. Il met, du point de vue anatomique, les *C.* presque au niveau des Phanérogames.

Les feuilles de *C.* (fig. 187) possèdent un faisceau libéro-ligneux plus ou moins central. Le xylème, peu abondant, est au centre, mais il est très difficile de savoir si les faisceaux sont collatéraux ou centriques. THOMAS est d'avis qu'ils sont centriques, donc protostéliques, comme chez les *Rhynia*. S'il en est ainsi, les feuilles de *C.* auraient retenu quelque chose de leur origine psilophytale lointaine. Sur la face supérieure, entre le faisceau et l'épiderme, il y a du tissu de soutien. Le reste est occupé par du parenchyme avec, parfois, du tissu palissadique. Les stomates localisés sur la face supérieure sont comme ceux des Prêles actuelles. Certaines feuilles avaient de puissants hydathodes.

Les racines des *C.* ne sont pas articulées. Elles ont une moelle plus ou moins déchirée et une vascularisation alterne banale, avec formations secondaires souvent importantes. Le péricycle manque et l'endoderme est double, comme chez les Prêles actuelles. L'écorce primaire a de grandes lacunes aérifères.

Cingularia WEISS. — Ce genre (fig. 188) est du Carbonifère sup. On n'en connaît guère que des rameaux fertiles dont l'organisation rappelle celle de

Metacalamostachys (fig. 184) par ses verticilles doubles de 10-12 feuilles, légèrement soudés à la base; le supérieur, concrescent, est stérile, l'inférieur fertile. Les feuilles à sporanges sont bilobées, et chaque lobe porte deux sporanges.

Chez *C. Cantrilli* KINST., les verticilles doubles sont tous les deux sporangifères.

Equisétacées.

Les E., au sens que nous donnons actuellement à cette famille, datent du Carbonifère sup.

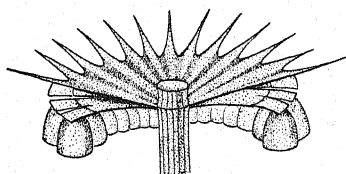


FIG. 188.

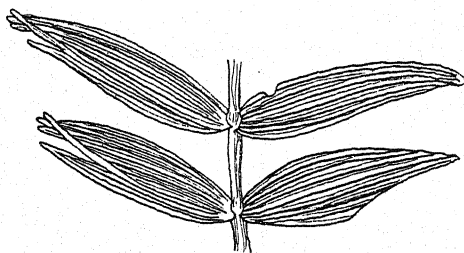


FIG. 190.

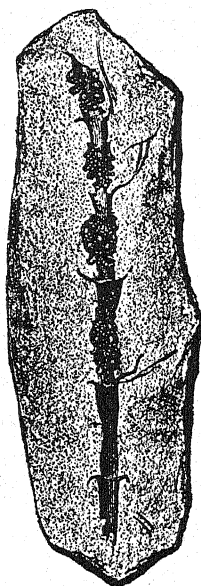


FIG. 189.

FIG. 188. — *Cingularia typica* WEISS (pris dans ZEILLER).

FIG. 189. — *Phyllothea*. Epi sporangifère (pris dans ZEILLER).

FIG. 190. — *Schizoneura gondwanensis* FEISTUS. (pris dans BOWER).

Les membres de cette famille se distinguent des Calamites par leur taille beaucoup plus petite, avec des formations secondaires très réduites (*E. maximum* [CORMACK]) ou nulles. Les appareils sporifères sont exclusivement formés de sporangiophores peltés portant en moyenne 6 sporanges isosporés, sans bractées intercalées.

Equisetites STERNBG., incl. *Equisetum* L. — Ce genre fait son apparition au Carbonifère sup. où il se développe parallèlement aux Cala-

mites. Les E. sont les ascendants directs de nos *Equisetum* actuels, mais on est convenu de ne donner le nom d'*Equisetum* qu'aux restes datant du Crétacé et plus jeunes.

Les seules différences avec les Prêles actuelles consistent en la présence de formations secondaires parfois développées et l'absence d'élatères aux spores, caractères qui ne justifient pas une séparation générique entre *Equisetites* et *Equisetum*.

Ces Prêles anciennes étaient parfois de taille élevée (10 m.), avec une tige pouvant atteindre un diamètre de 0 m. 25. Si *Equisetum Schaffneri*, espèce actuelle à grosses tiges, était fossile, on l'appellerait *Equisetites*.

Equisetum ramosissimum DESF., espèce actuelle, est connue dans le Pliocène d'Europe.

Phyllothea BRONGNIART. — Ces plantes — du Carbonifère sup. au Crétacé inf. — ont un port équisétiforme, avec des verticilles superposés, non alternes, formés de 6 à 40 feuilles uninervées, concrescentes à la base en formant une courte gaine. On n'en connaît pas les appareils souterrains.

L'appareil sporifère est très semblable à celui des *Equisetum*; mais, çà et là, il y a, à la place d'un verticille fertile, un verticille foliaire stérile (fig. 189).

Neocalamites HALLE. — Ce genre du mésozoïque ancien (Keuper, Rhétien-Lias), — encore obscur, — est connu uniquement par des tiges à entre-nœuds lisses, feuilles libres, équisétiformes ou en *Annularia*. Les faisceaux alternent ou n'alternent pas d'un entre-nœud à l'autre. Il paraît intermédiaire entre les *Calamites* paléozoïques et les Prêles mésozoïques et actuelles.

Schizoneura SCHIMPER. — Ce genre gondwanien (fig. 190) (Carbonifère au Jurassique) se présente sous forme de tiges avec verticilles de 12-22 feuilles linéaires et uninervées soudées en gaines, mais celles-ci se déchirent et libèrent ainsi plus ou moins complètement les feuilles. Le plus souvent, les gaines ne se séparent qu'en deux parties, ce qui détermine un dispositif rappelant les feuilles opposées. Les faisceaux des entre-nœuds n'alternent pas.

On n'en connaît pas bien les fructifications.

7. — REMARQUES GÉNÉRALES SUR LES ARTICULÉES

Les *Calamophyton* et *Hyeria*, du Dévonien moyen, sont les Articulées les plus anciennes qui soient connues actuellement. Le caractère, si général, de l'articulation des tiges n'y est pas encore très prononcé, mais on y voit déjà le groupement particulier des sporanges en « épis » et des sporangiophores typiques de Prêles.

La physionomie générale des Protoarticulées rappelle beaucoup les

Psilophytinées par le port général, la ramification, les feuilles très réduites, dichotomes, les sporanges terminaux accrochés au bout de courts rameaux dichotomiques, l'homosporie, l'anatomie certainement très simple.

Pour toutes ces raisons, les Articulées peuvent être considérées comme issues des Psilophytinées. La diversité des types dévoniens est en faveur d'une origine polyphylétique. Elles ne semblent pas avoir de rapports directs avec la classe des Lycopodinées. Seul, parmi ces dernières, le g. *Protolepidodendron*, avec ses feuilles bifides, sa protostèle triangulaire, semble rappeler que nous ne sommes pas encore très loin d'une origine commune.

Les Articulées sont aussi proches des Filicinées par leur structure anatomique pourvue de cette boucle si caractéristique des Fougères anciennes (1). Cette multiplicité des affinités s'explique par la haute ancienneté de tous ces groupes et leur origine psilophytale commune.

Mais le groupement des sporanges en « épis », l'existence d'organes nettement foliaires, l'anatomie probablement siphonostélisque, l'articulation, confèrent à ces plantes un rang supérieur à celui des Psilophytinées.

L'absence, chez les Protoarticulées, d'une structure articulée typique est en liaison avec l'irrégularité des verticilles, l'articulation d'une tige étant inséparable du dispositif verticillé. Tout corps végétatif verticillé prend une structure articulée plus ou moins marquée. Chez les Articulées, celle-ci est particulièrement nette, sans cependant y avoir l'expression la plus parfaite réalisée chez les Charophytes, ce qui s'explique par la forme en calotte et le fonctionnement de la cellule apicale de la tige (p. 90). En effet, chez les Prêles — on ne sait si le fait est commun à toutes les Articulées (2) —, la cellule apicale est pyramidale. Le clivage de ses côtés devrait engendrer une phyllotaxie spiralée ; les verticilles des Articulées — au moins des espèces actuelles — seraient donc des pseudoverticilles.

Les feuilles des Protoarticulées sont rigoureusement homologues des sporangiophores, comme le montre la figure 159-160.

Par ailleurs, l'homologie des appareils sporifères des Protoarticulées et des Psilophytinées, celles des feuilles des Protoarticulées et des *Pseudoporochnus*, sont également claires. En conséquence, les feuilles et appareils sporifères des Psilophytinées et des Protoarticulées sont morphologiquement équivalents.

À la lumière de ces homologies, nous pouvons comprendre la struc-

(1) On note même certains traits communs avec les Psilotinées dont nous avons dit les relations présumées avec les Psilophytinées (p. 131).

(2) HIRMER admet que les grandes Articulées du passé n'avaient pas de cellule apicale différenciée.

ture de l'appareil sporifère de toutes les Articulées. Pour y voir clair, voyons d'abord la feuille (fig. 162).

Les *Sphenophyllum* anciens, avons-nous fait remarquer, ont des feuilles laciniées, alors que les *Sph.* plus modernes sont tous à limbe.

Le type de feuille entière dérive donc de la feuille bi-plurifide des Protoarticulées ou des *Sph.* anciens, par palmure des espaces interdigitaires. C'est un mode de formation qui était inconnu chez les Psilophytinées et les Lycopodinées. Les mécanismes précédemment mis en évidence (p. 169) semblent cependant également être intervenues chez les Articulées, en particulier, chez les espèces à feuilles uninervées en alène.

La tendance à la fusion et à la palmure se manifeste déjà chez les Pseudoborniales dévoniennes.

Ces observations nous permettent de conclure que les feuilles végétatives sont homologues des bractées des épis sporangifères. Puisque, par ailleurs, sont également homologues les feuilles et les sporangiophores, il s'ensuit que les bractées et les sporangiophores sont équivalents.

Les sporangiophores manifestent, comme les feuilles, la même tendance à la conorescence, mais conservent, en général, plus longtemps leurs caractères primitifs. On comparera *Sphenophyllostachys Roemeri* et *Equisetum*.

Or, chez *Calamostachys*, les sporangiophores et les verticilles stériles sont équidistants (fig. 179); chez *Palaeostachya* (fig. 182-183), ils sont sensiblement axillaires; chez *Cheirostrobis* (fig. 168), ils sont partiellement conorescents avec les bractées sous-jacentes; chez *Sphenophyllum trichomatosum* (fig. 163, e), les sporanges sont sessiles sur le limbe; chez *Metacalamostachys* (fig. 184), le sporangiophore est axillaire et hypophylle.

Ces faits sont identiques à ceux observés chez les Lycopodinées. Les sporangiophores sont des organes homologues des éléments stériles de l'appareil fructifère et se sont déplacés au cours de la phylogénèse, tantôt vers les bractées sous-jacentes, tantôt vers les bractées supérieures. Dans les cas extrêmes, les sporangiophores réduits à leurs sporanges ont glissé jusque sur le limbe et forment alors un « sporophylle » homologue du « sporophylle » des Lycopodinées (fig. 163, e). La nature double des « sporophylles » des Lycopodinées et des Articulées est brillamment confirmée (1).

Les Nœggérathiales (p. 196) apporteront de nouvelles preuves à l'appui de l'interprétation que nous donnons.

HIRMER, et, dans les grandes lignes, aussi LIGNIER et SCOTT, estiment

(1) LIGNIER, Miss SYKES, font aussi intervenir un déplacement, mais cette explication ne leur paraît pas devoir être retenue.

que le sporophylle est primitivement *un* chez les Articulées. Le « sporophylle » serait primitif et se dédoublerait au cours de la phylogénèse en sporangiophores et bractée stérile.

Cette manière de voir est infirmée par ce que nous savons de l'origine du sporange chez les Lycopodiniées (p. 171), par la structure des « épis » de certains *Calamostachys* où le nombre de bractées est double de celui des sporangiophores et en alternance; enfin, par les homologies précises mises en évidence plus haut et par les Nœggériales.

Chez les Articulées, les formes hétérosporées sont, comme toujours, les plus récentes. Certaines espèces (*Calamostachys Binneyana*) montrent le début de l'hétérosporie. On ne connaît aucun représentant hétérosporé antécarbonifère; les Articulées paraissent nettement en retard sur la classe des Lycopodiniées où, dès le Dévonien, il y avait des formes hétérosporées. De plus, l'hétérosporie n'atteint en aucun cas, chez les Articulées, un degré aussi avancé que chez les Lycopodiniées. Le stade le plus évolué, le plus proche de l'ovule, est représenté par *Sphenophyllum trichomatosum*, dont le sporophylle est homologue de celui de *Lepidostrobus major* (p. 147), mais l'hétérosporie a parfois des aspects particuliers, comme chez *Calamostachys Casheana* (fig. 184), où un même sporangiophore porte des macro- et des microsporangies, ce qui évoque une sorte d'hermaphroditisme. Encore ici, les Articulées se montrent nettement en retard sur les Lycopodiniées.

Anatomiquement, par contre, les Articulées offrent une gamme de structures qui attestent, à cet égard, une supériorité nette sur la classe précédemment étudiée. Elles atteignent l'eustélie et une différenciation fonctionnelle du bois secondaire, caractéristique des Phanérogames.

Malgré ces différences, les Articulées ont, dans l'ensemble, suivi un chemin phylétique parallèle à celui de la classe des Lycopodiniées, comportant les mêmes étapes de différenciation morphologique. Nous assistons, dans les deux directions, à la différenciation de la feuille, à l'hétérosporie succédant à l'homosporie, à l'union de sporanges avec des bractées pour former des sporophylles. Mais aucune Articulée n'a atteint le stade préovulaire, retard qui est compensé par une anatomie plus souple et à potentialités plus riches que celles des Lycopodiniées.

En ce qui concerne les rapports phylétiques entre les divers groupes d'Articulées, il semble clair que des Protoarticulées sont elles-mêmes sans doute plus variées que ne l'indiquent les restes connus et issues des Psilophytinées. L'une des lignées grouperait les Pseudoborniales, Sphénophyllales, Cheirostrobales et Tristachyales, l'autre les Equisétales; mais ce classement sommaire cache beaucoup d'incertitudes.

F. — NÆGGÉRATHIALES

Ce groupe, créé par NEMEJC en 1931, comprend un petit nombre de genres encore difficiles à réunir en familles. Ses représentants authentiques, *Næggerathia* et *Tingia*, du Carbonifère-Permien inf., ne

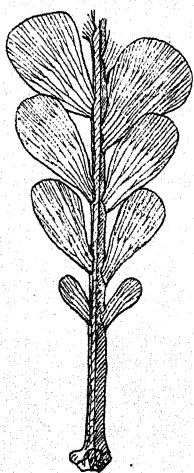


FIG. 191.

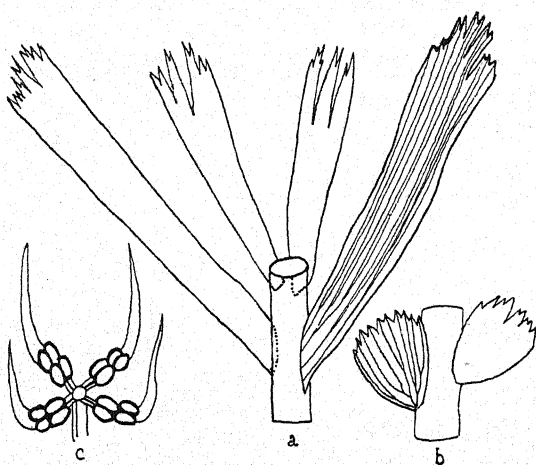


FIG. 192.

FIG. 191. — *Næggerathia foliosa* (partie feuillée) (d'après STUR).

FIG. 192. — *Tingia* et *Tingiostachya*.

a : partie feuillée. — b : deux feuilles de la base des rameaux.
c : verticille de sporophylles avec synanges (d'après KON'NO).

sont connus que par des empreintes ou des incrustations; il est possible que d'autres fossiles doivent y être rangés, tels *Discinities* K. FEISTM. (Carbonifère), *Palaeopteridium*, certains restes appelés *Sphenozamites*, *Plagiozamites*, et peut-être d'autres encore, dont la position systématique n'est pas encore bien précise (1). Les N. connues ont vécu du Permo-Carbonifère au Trias.

Les N., d'après *Næggerathia* et *Tingia* (fig. 191, 192), qui sont des N. certaines, sont caractérisées par des rameaux flexibles, en forme de fronde, portant deux ou quatre rangées de feuilles, chacune de celles-ci recevant plusieurs nervures deux à trois fois dichotomes

(1) Certains fossiles, décrits sous le nom *Psygmaephyllum* (Ginkgoale) (p. 364), seraient aussi des N. (ARBER).

allant jusqu'au bord; il n'y a donc pas de nervure médiane. Quand il n'y a que deux rangées de feuilles, celles-ci sont insérées obliquement sur l'axe, mais les limbes sont étalés et simulent une organisation pennée. On a effectivement longtemps considéré ces axes feuillés comme des feuilles composées. SEWARD, en 1910, a rectifié cette manière de voir.

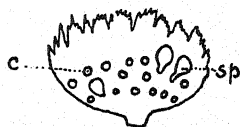
Chez les *Tingia*, il y a quatre rangées de feuilles, et celles de deux génératrices sont plus petites et plus ou moins découpées que celles des deux autres. Ce genre, originellement décrit sous le nom de *Pterophyllum*, et qu'on croyait cycadéen, a été récemment étudié par HALLE d'après des échantillons provenant du Permien inf. de Chine. L'ordre dans lequel sont disposées ces feuilles rappelle celui des Sélaginelles. HALLE croyait avoir affaire à une Ginkgoale. Ensuite KON'NO (1929) décrivit un nouveau matériel de *Tingia* de Corée, et découvrit des cônes terminaux formés de quatre rangées verticales de sporophylles, chacun pourvu, sur sa face supérieure, d'un synange

FIG. 193.

Feuille sporangifère de *N. foliosa*.

sp : sporange.

c : cicatrice d'insertion des sporanges.
(d'après STUR).



4-loculaire. Ces cônes ont permis de préciser un peu la parenté de ces végétaux.

L'appareil sporifère des Næggerathiales est connu sous les noms de *Næggerathiostrabus* et de *Tingiostachya*.

On connaît plusieurs *Næggerathiostrabus* : *N. bohemicus* WEISS est l'appareil sporifère de *Næggerathia foliosa* STERNBG.

L'appareil fructifère de *N. foliosa* (fig. 193) est terminal, fixé au bout de rameaux végétatifs ordinaires. Les feuilles à sporanges épiphylls sont plus courtes et plus larges que les feuilles végétatives, mais insérées obliquement, comme celles-ci, et irriguées par plusieurs nervures une-deux fois dichotomes, chaque nervure se terminant dans une dent, comme chez les *Sphenophyllum*.

N. foliosa est hétérosporee; la structure microscopique des spores est celle des Equisétales, en particulier des *Calamites*.

Les épis sporifères de *Tingia* (*Tingiostachya tetralocularis* KON'NO) sont par paires sur des branches dichotomes. Ils sont formés de verticilles tétraphylles, chaque feuille portant sur sa face supérieure un synange 4-loculaire subsessile (fig. 192, c). Un cordon vasculaire relie les synanges à l'axe. Ce cordon vasculaire est probablement celui du synange, car les feuilles de *Tingia*, comme celles de

Nœggerathia, n'ont pas de nervure médiane. Il est une émanation du cordon caulinaire et, au lieu d'irriguer un sporangiophore libre, il représente un sporangiophore noyé dans la masse de la bractée (feuille) sous-jacente, mais pas encore complètement fusionné avec celle-ci, comme c'est le cas chez *Lycopodium*.

Nous voyons donc ici la même organisation que chez les Sphénophyllales, mais à un stade intermédiaire entre le type représenté par *Sphenophyllostachys Dawsoni* (fig. 163, a), à sporangiophores et bractées libres, autonomes, et celui de *Sphenophyllum trichomatosum* ou *verticillatum* (fig. 163, e, g), ou des Lycopodiniées, etc., où la fusion entre le sporangiophore et la bractée ou la feuille sous-jacente est plus ou moins complètement réalisée.

KON'NO, à qui nous devons la connaissance de ce remarquable fossile, a donc raison de comparer les *Tingia* avec les Sphénophyllales, les Lycopodiniées (*s. l.*) ou les Psilotiniées, et non avec des Fougères (*Ophioglossum*) ou des Gymnospermes, comme on avait l'habitude de le faire.

Cependant, cet auteur opte pour une affinité avec les Psilotiniées et les Lycopodiacees, et rejette celle avec les Sphénophyllales, en raison du caractère non articulé et pseudo-verticillé du genre.

Nous pensons, avec Lady ISABEL BROWNE et NEMEJC, que les *Tingia*, et par suite les Nœggérathiales, ont beaucoup plus de rapports avec les Sphénophyllales qu'avec les autres groupes de Cryptogames vasculaires, malgré le caractère non articulé : la forme et la structure de l'appareil foliaire, le groupement des sporophylles, l'analogie entre certains *Sphenophyllum* et *Tingiostachya*, la texture équisétoïde des spores, à laquelle nous ajouterons la structure de la cuticule, l'homologie de la structure des sporophylles, en sont les témoignages. Le caractère articulé, comme nous l'avons vu, n'est pas l'apanage de toutes les Articulées.

La parenté avec les Psilotiniées paraît moins certaine ; nous n'avons pas trace de Psilotiniées fossiles, et les formes actuelles sont très différentes des *Tingia* (1).

Note ajoutée pendant l'impression : HIRMER (1940) range les N. parmi les Filicinées et les rapproche d'*Archaeopteris*. Il confirme que le g. *Discinites* est une N. et ajoute le g. *Saarodiscinites* HIRMER (sporophylles; frondes stériles *Saaropteris* HIRMER). Les rameaux feuillés seraient de véritables frondes, comme on l'avait admis avant l'interprétation de SEWARD.

Les sporophylles de *N. foliosa* portent à la fois des macro- et des

(1) Pour la discussion de ces affinités, voir le mémoire de I. BROWNE (*The new Phytologist*, 1933).

micro-sporanges (NEMEJC). Ceux de *Discinites* et *Saarodiscinites* sont amplexicaules.

HIRMER ne parle pas du g. *Tingia* (1).

G. — FILICINÉES

GÉNÉRALITÉS

Les F. fossiles constituent un monde. Elles sont apparues au Dévonien moyen (Cladoxylales, Iridoptéridales, etc.). Depuis, elles n'ont cessé de s'épanouir, bien que de nombreux groupes soient éteints.

Les F. sont le rameau phylétique le plus puissant des Cryptogames vasculaires. Contrairement à ce que l'on pense souvent, ces végétaux ne sont pas sur leur déclin. Bien que beaucoup de types aient disparu, ils ont continué leur victorieuse carrière jusqu'à nos jours. Les F. forment un groupe de près de 10.000 espèces vivantes, dont plus de la moitié pour la seule famille des Polypodiacées.

Cette Classe puissante est aussi la seule parmi les Cryptogames vasculaires qui ait été assez vigoureuse pour envoyer jusque dans les temps présents de nombreux types ayant un passé très lointain : *Osmondes*, si typiquement représentées dès le Permien, derniers descendants directs des Filicinées les plus anciennes (Phyllophorales) ; *Marattia* et *Danaea*, descendants des *Marattiopsis* et *Danaeopsis* rhétiens ; *Gleichenites*, du Trias, inséparables des *Gleichenia* actuels ; *Matonia pectinata*, qui vivait déjà au Cénomanién (CHRIST) ; *Thyrsopteris*, né au Jurassique (CHRIST) ; *Davallia*, connu depuis le Lias, etc... Il y a vraiment, dans notre monde actuel, peu de lignées dont le passé direct puisse être aussi longtemps suivi.

Les Filicinées du paléozoïque sont presque toutes eusporangées. Parmi les leptosporangées, seules les Gleichéniacées et les Hyménophyllacées datent de cette époque. Schizéacées et Osmondacées sont, comme on sait, intermédiaires entre eusporangées et leptosporangées.

Les Filicinées sont surtout isosporées, sauf les Salviniales, les Marsiliacées et certaines Fougères anciennes (*Archaeopteris*). Cependant, chez les Fougères leptosporangées isosporées actuelles, on observe parfois des différences très nettes dans la taille des spores (*Pla-*

(1) Je n'ai pu me procurer que l'analyse parue dans *Fortschritte f. Botanik*, 1940 (194) ; le mémoire original m'était inaccessible.

tyzoma, *Notochlaena*), mais cette hétérosporie ne va pas jusqu'à la différenciation des sexes (fig. 194).

Les espèces les plus archaïques sont à l'état d'axes et sans pinnules foliacées. Ces organes apparaissent chez des types plus récents. Des appendices (*aphlébies*) (1), exceptionnels chez les Fougères actuelles, ornaient fréquemment le point d'insertion des ramifications.

Les frondes sont presque toujours à insertion spiralee.

La forme des pennes est importante à connaître. On en distingue plusieurs types (fig. 195) :

1° Type *sphénoptéridien* : fronde très profondément et finement découpée, à pinnules généralement petites, rétrécies à la base et habituellement plus ou moins lobées, avec une nervure principale plus ou moins ramifiée (fig. 195, a).

2° Type *pécoptéridien* : pinnules non rétrécies à la base, attachées au rachis par toute leur longueur, à bords parallèles ou faiblement convergents, le plus souvent entières, avec une nervure médiane bien accusée, émettant des nervures secondaires pennées-dichotomes, décurrentes vers le bas et soudées les unes aux autres, souvent à bords enroulés. *Variante* : la pinnule *aléthoptéridienne*, plus grande que celle des *Pecopteris* (fig. 195, c).

3° Type *odontoptéridien* : pinnules attachées par toute la largeur, comme dans le type *pécoptéridien*, mais sans nervure médiane distincte (fig. 195, d). Les nervures partent directement du rachis.

4° Type *neuroptéridien* : pinnules attachées par un seul point, souvent en cœur à la base, à nervures nombreuses plus ou moins bifurquées, partant soit du point d'attache, soit de la nervure médiane (fig. 195, e).

5° Type *tæniptéridien* : fronde rubanée ou à segments rubanés, à bords parallèles, avec une nervure médiane nette émettant des nervures secondaires plus ou moins étalées simples ou ramifiées par dichotomie (fig. 195, f).

6° Type *dictyoptéridien* : pinnules à nervation en réseau plus ou moins complexe (fig. 195, g). — *Variante* : la fronde de *Glossopteris* (fig. 195, h).

Anatomiquement, les Filicinées sont caractérisées par la rareté des formations secondaires (quelques Zygotéridales et Inversicaténales, Ophioglossacées) suppléées par une polystélie plus ou moins complexe.

L'étude des Filicinées fossiles est du plus haut intérêt. En raison de la vigueur de leur lignée, ces végétaux permettent de résoudre com-

(1) Les *aphlébies* sont des organes \pm foliacés, situés à la base des ramifications. Suivant certains auteurs, elles représentent d'anciennes émergences microphylls produites probablement au moment où le corps de la plante était encore thalloïde. Pour P. BERTRAND, ce sont des rachis secondaires, donc de vraies ramifications. HIRMER distingue les *aphlébies vraies* et les *organes aphléboïdes*. Les premières représenteraient d'anciennes émergences, les autres des pennes modifiées ou des organes stipulaires, ou encore des frondes complètes et spécialisées (*Trichomanes aphleboïdes* CHRIST). Les *aphlébies* sont toujours petites; les structures *aphléboïdes* sont grandes ou petites.

La présence d'*aphlébies* est un caractère primitif et dénote une ancienneté de forme d'autant plus grande que ces organes sont plus répandus sur l'individu.

plètement un grand nombre de problèmes morphologiques déjà posés au cours des chapitres précédents.

FIG. 194.

Différences de taille des spores
de *Platyzoma*
($\times 26$; d'après Mc LEAN THOMPSON).

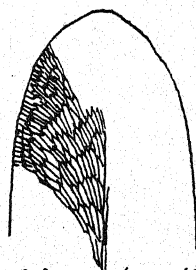
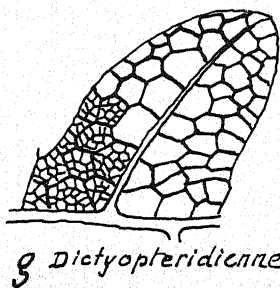
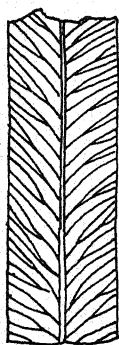
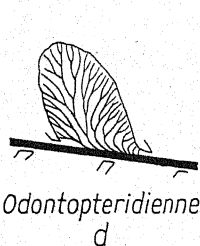
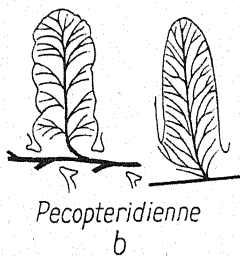
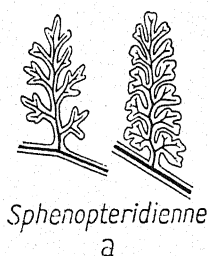
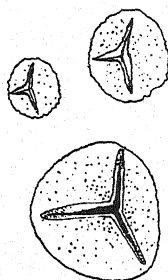


FIG. 195. — Les principaux types de frondes des Fougères
(d'après ZEILLER et ZIMMERMANN).

VUE D'ENSEMBLE SUR LA CLASSIFICATION

A. PHYLLOPHORÉES (1) : Organes homologues des frondes à l'état de tige ou phyllophores. Cet état est plus ou moins généralisé.

1° HOLOPHYLLOPHORÉES : Filicinées à frondes entièrement à l'état d'axes ou de phyllophores :

a) *Iridoptéridales* ;

b) *Stauroptéridales* : Stauroptéridacées.

2° HÉTÉROPHYLLOPHORÉES : Filicinées à frondes partiellement à l'état d'axes ou de phyllophores :

a) *Cladoxylales* : Cladoxylacées (2) ;

b) *Zygoptéridales et genres rattachés* : Ankyroptéridacées, Eptaptéridacées.

B. GROUPE INTERMÉDIAIRE : OSMONDALES : Osmondacées.

C. APHYLLOPHORÉES : Filicinées à frondes entièrement foliaires; plus de phyllophores.

1° EUSPORANGIÉES :

a) *Inversicaténales* : Botryoptéridacées, Anachoroptéridacées, Tubicaulidacées;

b) *Marattiales* : Marattiacées;

c) *Ophioglossales* : Ophioglossacées.

2° LEPTOSPORANGIÉES :

a) *Filicales* : Schizaeacées, Marsiliacées, Gleichéniaacées, Matoniacées, Hyménophyllacées, Loxsomacées, Cyathéacées (incl. Dicksoniacées), Polypodiacées (incl. Parkeriacées), Diptéridacées.

b) *Salviniales* : Salviniacées.

D. FILICINÉES DE POSITION SYSTÉMATIQUE INCERTAINE.

1. — PHYLLOPHORÉES

Ces Filicinées archaïques ont un trait qu'on ne retrouve nulle part ailleurs dans le règne végétal.

Chez les Fougères modernes, la fronde est entièrement constituée par des organes foliaires; le rachis principal (primaire) a une structure pétioleaire, c'est-à-dire de feuille. Les Fougères archaïques, par contre, ont toutes des frondes dont le rachis primaire a une structure d'axe et non foliaire, donc avec au moins deux plans de symé-

(1) Les Holophyllophorées, Hétérophyllophorées et les Inversicaténales constituent le groupe désigné par P. BERTRAND sous le nom de Renaultifilicales = Palaeofilicinées, et de Botryoptéridées, par RENAULT.

Les Renaultifilicales, moins les Cladoxylales, correspondent aux Botryoptéridées de SCOTT (1901), aux Primofilices d'ARBER (1906), aux Cœnoptéridées de SEWARD (1910).

Nous avons, dans notre classification, mis l'accent sur la présence ou l'absence de phyllophores, qui est un trait beaucoup plus important que celui tiré des sporanges (pour la définition du phyllophore, voir p. 203).

(2) D'après les travaux les plus récents de PAUL BERTRAND, parus en cours d'impression du présent volume, les Cladoxylales n'auraient pas de phyllophores; elles seraient donc des Aphylllophorées (voir encore p. 210).

trie, l'un principal, antéro-postérieur, l'autre accessoire, transversal. P. BERTRAND a appelé ces rachis *phyllophores* (porte-feuilles), puisque les organes qu'ils portent sont habituellement de nature foliaire. Cette structure phyllophorale a, parfois, une étendue plus grande, débordant sur les ramifications d'un ordre supérieur. On connaît même des espèces où la fronde est entièrement formée de phyllophores. Ces frondes sont à l'état de *phyllophores composés*. La notion de phyllophore est capitale.

On peut discuter sur l'opportunité d'accorder, à de tels ensembles d'axes, le qualificatif de fronde; mais la comparaison avec les frondes des Fougères actuelles en démontre formellement l'homologie.

a. --- HOLOPHYLLOPHORÉES

Iridoptéridales.

Ce groupe de Filicinées n'est connu que depuis peu (1). Il compte trois genres : *Reimannia*, *Arachnoxyton*, *Iridopteris*, tous du Dévonien moyen supérieur de l'Etat de New-York. On n'en connaît que des axes.

Le g. *Arachnoxyton* (READ, *Bull. Torr. Bot. Club*, 1938) est un prototype de Filicinée à peine plus hautement organisé qu'une Psilophytinée. Sa structure est très simple, protostélisque, à bois formant un corps solide, profondément cannelé. Il n'y a pas de brèches foliaires, mais, à l'extrémité de chaque bras ligneux, on voit une petite plage parenchymateuse, homologue des boucles des Cladoxylales et Zygoptéridales.

Les g. *Reimannia* (ARNOLD, *Bull. Buffalo Soc. Nat. Sc.*, 17, 1, 1935) et *Iridopteris* (ARNOLD, *Am. Journ. of Bot.*, vol. 27, 1940) ont une structure plus nettement filicale. La symétrie du bois est plus régulière et les traces foliaires sont nettement différenciées. Chez *Iridopteris*, par exemple, le xylème est à cinq branches avec une trace foliaire émergeant de chaque pointe. Le g. *Iridopteris* rappelle beaucoup *Asteropteris* et *Asterochlaena*.

Les Iridoptéridales paraissent intermédiaires entre les Psilophytinées et les Filicinées. Il faudra peut-être y inclure un jour le g. *Protopteridium* (p. 256).

Stauroptéridales (Stauroptéridacées).

Cet ordre constitue le type des Phyllophorées. Il ne comprend qu'une famille, les Stauroptéridacées, avec le genre *Stauropteris* BINNEY, qui a vécu du Carbonifère inf. au C. sup. moyen. On en connaît deux espèces : *St. oldhamia* BINNEY, du Westphalien au Carbonifère sup., et *St. burntislandica* P. BERTRAND, du Carbonifère inf. de Pettycur.

(1) Les seuls renseignements que nous ayons pu nous procurer sur ces plantes sont extraits d'un article de C. A. ARNOLD paru dans *Chronica botanica*, vol. 6, n° 1, octobre 1940, et d'un autre de CHADEFAUD dans la *Revue scient.*, 1941.

Ce groupe n'est rangé qu'avec doute parmi les Holophyllophorées, car on n'en connaît que des fragments.

Elles ont été étudiées par WILLIAMSON, FELIX, SCOTT et, surtout, par P. BERTRAND.

St. oldhamia était très probablement une plante humicole ou épiphyte, comme *Psilotum*. Ses rhizomes sont connus sous le nom de *Rachiopteris dubia* (M^{lle} LECLERCQ, P. BERTRAND). Les frondes qui

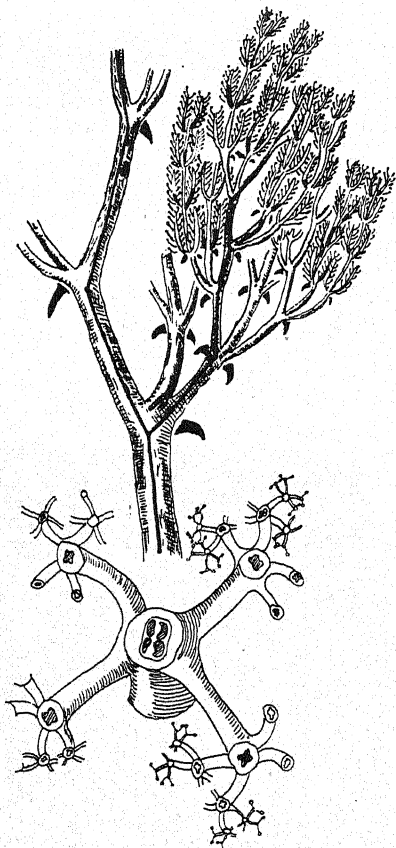


FIG. 196.

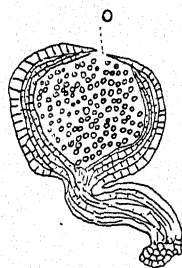


FIG. 197.

FIG. 196. — Fragment de la fronde de *Stauropteris oldhamia* montrant sa structure.

On voit que les ramifications sont toujours insérées par paires.

En bas, un diagramme de la fronde (d'après ZIMMERMANN, lég. modifié).

FIG. 197. — Sporangie de *Stauropteris oldhamia*.

o : ouverture apicale du sporangie (× 33 ; d'après SCOTT).

s'en détachaient sont caractérisées par l'absence totale de parties foliacées, composées exclusivement d'axes, disposés en plusieurs plans, ce qui donnait à la fronde un aspect buissonnant (fig. 196). Les *St.* sont de véritables prototypes de Fougères, comme les Rhyniales le sont pour l'ensemble des plantes vasculaires.

St. oldhamia (fig. 196) a des frondes catadromes (1), comme la

(1) On appelle *catadrome*, la ramification dans laquelle le premier rameau de deuxième ordre ou son homologue — ici une paire de rameaux — est inséré sur le rameau primaire du côté opposé à l'axe principal, et non du côté tourné vers cet axe (voir encore p. 264).

plupart des Fougères anciennes, composées d'un rachis allongé et ramifié un grand nombre de fois. Chaque rachis d'un ordre donné porte quatre files de rachis d'un ordre supérieur émis par paires alternativement à droite et à gauche (1). Les deux rachis d'une même paire sont coalescents à la base et accompagnés d'aphlébies, qui représentent, selon P. BERTRAND, par rapport à l'axe envisagé, des rameaux de 2^e ordre.

Il n'y a jamais de limbe foliaire.

En comparaison avec les Fougères actuelles, l'axe principal de ce système de ramification, étant inséré sur le rhizome, correspond au rachis de la fronde. Chaque paire de branches de 1^{er} ordre insérée sur lui correspond à deux pennes richement découpées, les cordons vasculaires des axes représentant les nervures des pinnules dépourvues de limbe. Dans nos Fougères, il n'y a que deux files de pennes en position distique, alors que chez les *Stauropteris*, il y en a quatre, elles-mêmes composées, d'où l'aspect buissonnant de la fronde.

Supposons un instant, une fronde de Fougère moderne dont le rachis porterait des pennes insérées par paires et non isolément, que ces pennes soient très finement découpées, réduites à leurs nervures, que ces nervures ne soient pas disposées dans un seul plan, mais dans quatre, nous aurons reproduit, en pensée, une Filicinée du type *Stauropteris*.

Les sporanges de *St. oldhamia*, découverts et décrits par SCOTT (fig. 197), sont sphériques, d'assez grande taille, solitaires et terminaux au bout des dernières ramifications de la fronde, vascularisés. Le point d'attache est petit, ce qui permet de croire que les sporanges se détachaient facilement. La paroi du sporange est formée de plusieurs assises cellulaires, sans anneau; la dissémination des spores arrondies avait lieu par une ouverture apicale correspondant à un point de moindre résistance de la paroi. L'espèce était isosporée.

L'anatomie est, dans ses traits fondamentaux, la même dans tous les rameaux (fig. 198).

Il y a une masse libéro-ligneuse centrale, décomposée, dans les gros rameaux, en paquets ligneux séparés, entière dans les rameaux supérieurs. Le liber entoure le bois; il est bien développé dans les sinus ligneux, écrasé en face des pôles. Chaque massif est commandé par un pôle fondamental mésarche.

Les faisceaux ont une forme particulière, en raison de l'existence d'une excroissance ligneuse, bien apparente au moment de l'émission des rachis.

Les sorties des rameaux, s'effectuent alternativement de chaque côté des deux faisceaux impliqués. Elles débutent par le dédoublement des pôles et l'union de deux pièces du quadruple (fig. 198, a-b) suivie de la séparation

(1) Ces paires de ramifications résultent de la contraction d'une dichotomie réduite aux deux branches, le « tronc » ayant disparu.

des deux pièces constituant la première paire de pennes (fig. 198, c, d). Celles-ci émettent à leur tour des pièces de l'ordre suivant, ce qui conduit à une réduction progressive de l'appareil vasculaire. Dans les ramifications ultimes, il n'y a plus qu'une petite protostèle à pôle central (fig. 198, g).

Les aphilébies se détachent avant la disjonction du cordon unique des deux sorties, d'où le nom de sorties hâtives qui leur a été donné.

Le bois est formé de protoxylème (trachéides spiralés) et de métaxylème scalariforme. Le liber a la structure typique du liber des Fougères.

Autour du cylindre central, il y a une couronne de tissus sclérifiés habituellement en deux couches, puis vient un parenchyme aérifère — c'était le tissu chlorophyllien — et, enfin, l'épiderme, avec stomates peu nombreux.

Il n'y a pas de moelle.

Le rhizome a une protostèle à pôles exarches, comparables à celle de *Psilotum*.

St. burntislandica P. BERTRAND se distingue de l'espèce précédente par des massifs ligneux entiers, par une ramification moins dense,

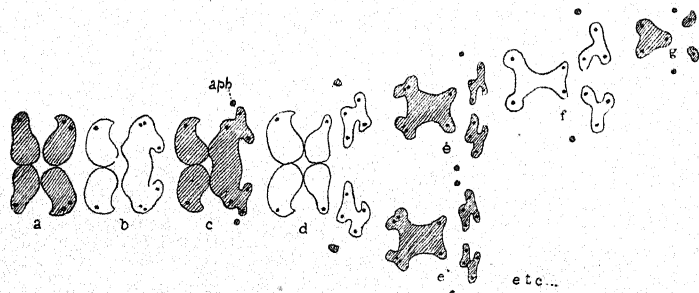


Fig. 198. — *Stauropteris oldhamia*. Structure anatomique et sorties.

a : grosse tige préparant une sortie. — b-d : sortie d'une paire de pennes primaires, avec aphilébies. — e-g : ramification de 2^e ordre (pennes secondaires). — f-g : ramification de 3^e-4^e ordre.

ce qui se traduit par des émissions échelonnées sur une plus grande longueur des axes, et par l'absence du tissu aérifère.

Le rachis est orné d'épines glanduleuses qui avaient été décrites sous le nom de *Bensonites fusiformis* SCOTT.

Cette espèce est donc encore plus primitive que la précédente. Elle est aussi plus ancienne.

Les *St.* sont indiscutablement des Filicinées, mais très primitives, qui nous donnent des renseignements très intéressants sur la morphologie et l'origine de ces végétaux. Le fait que ces Filicinées sont constituées uniquement par des axes montre que la fronde, telle que nous la voyons aujourd'hui, a pour origine un système de ramifications. Tous les types de frondes découlent de la structure archaïque des *St.*

Certes, les *St.* ne sont pas les Filicinées les plus anciennes, mais ils constituent un genre qui, déjà au Carbonifère inf., représentait un type archaïque, une relique, car il existe au Dévonien des Filicinées (Cladoxylales) de structure plus complexe (1).

Le fait que ces végétaux ne sont composés que d'axes, l'absence de limbe, les sporanges terminaux à déhiscence apicale, l'isosporie, la présence d'un rhizome... sont des caractères qui indiquent une descendance directe des *St.* de Psilophytinées ou de Filicinées encore plus voisines de l'état psilophytal. La structure de la stèle, la ramification qui tend vers le sympode, l'émission de pennes de 1^{er} ordre doubles, qui est la marque d'une contraction morphologique, montrent que le corps végétatif de ces végétaux est nettement en progrès sur les Psilophytinées connues.

Les *St.* ont conservé une morphologie archaïque, alors que d'autres lignées issues, elles aussi, des Psilophytinées et contemporaines des *St.* ont rapidement donné une succession de types nouveaux.

b. — HÉTÉROPHYLLOPHORÉES

Cladoxylales.

Cet ordre comprend une famille, les Cladoxylacées avec cinq genres : *Cladoxylon* UNGER (*Schizoxylon* UNGER, *Arctopodium* UNGER pp.), *Pietzschia* GOTHAN, *Asteropteris* DAWSON, *Völkelia* SOLMS et, peut-être, *Schizopodium* HARRIS.

Les *Steloxylon* SOLMS sont, au moins certains, les organes souterrains de *Cladoxylon*.

Les Cladoxylacées sont surtout connues grâce aux travaux de P. BERTRAND.

Malgré ces importants progrès, nous nous représentons encore mal l'aspect de ces Fougères. Les reconstitutions qu'on en a faites sont probablement inexactes.

Les Cl. sont des Fougères très anciennes. Elles ont vécu du Dévonien moyen (*Cladoxylon scoparium* KRAÜS. et WEYL.) au Carbonifère inf. et ont disparu brusquement.

Malgré leur ancienneté, les Cl. ne sont pas les Filicinées les plus archaïques (voir ci-dessus), car elles ne sont pas intégralement phyllophorées et sont polystéliques. Les Filicinées remontent donc probablement plus loin dans le passé que le Dévonien moyen.

(1) Il existe au Dévonien des Filicinées (ou Psilophytinées ?) sans limbes (*Aphylopteris* NATH. et *Bræggeria* NATH.), encore très mal connues, qui ont peut-être des rapports avec *Stauropteris* (voir p. 256).

Les Cl. étaient ramifiées, isosporées, pourvues d'aphlébies foliacées.

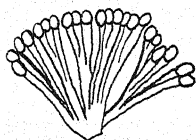


FIG. 199.

FIG. 199. — Spores de *Cladoxylon scoparium* KR. et WEYL. ($\times 21/2$).

FIG. 200. — *Cladoxylon mirabile* UNGER montrant la structure « en bretelles ».

s : sorties annulaires.
(d'après P. BERTRAND).

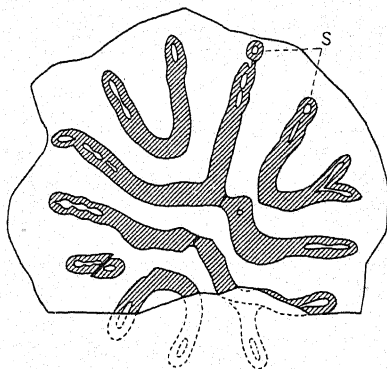


FIG. 200.

Les sporanges se trouvaient probablement à l'extrémité de pinnules plus ou moins aplaties et digitées (fig. 199).

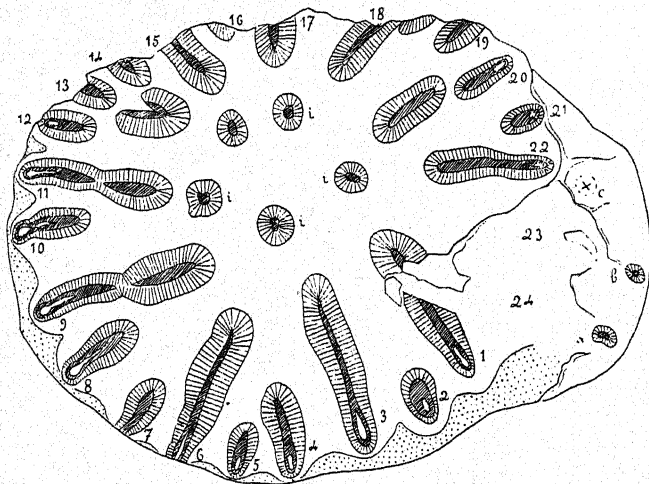


FIG. 201. — *Cladoxylon taeniatum* UNGER.

23, 24 : lames absentes. — a, b, c : massifs sortants. — 1 : cordons anastomotiques.
En hachures *denses*, bois primaire ; en hachures *lâches*, bois secondaire
(d'après P. BERTRAND).

Le nom de Cl. vient de l'aspect morcelé, éclaté, de la stèle. En effet, ces Filicinées sont polystéliques, à stèles très allongées et étroites,

évoquant en coupe transversale l'image de bretelles, suivant l'expression de P. BERTRAND (1). Cette structure indiquerait que les Cl. étaient des lianes (fig. 200, 201).

Chaque stèle est une protostèle à pôle interne constituée par une lame de bois primaire, tapissée éventuellement d'une couche plus ou moins épaisse de bois secondaire.

Le bois secondaire est surtout abondant dans les troncs; il est très réduit dans les rameaux des Cl. (*Hierogramma*, *Arctopodium* et *Syncardia*) et nul dans les phyllophores (*Clepsydropsis*). Enfin, certaines espèces, telles *Asteropteris noveboracensis* et *Cladoxylon scoparium*, en sont complètement dépourvues.

Dans les *Steloxylon*, par contre, c'est le bois primaire qui est fortement réduit au point de n'être présent que virtuellement.

Les lames ligneuses des Cl., sauf chez *Steloxylon* et chez *Schizopodium*, ont, à leur bout externe, une boutonnière ou boucle (fig. 200, 201) qui représente le faisceau primitif, en particulier le protoxylème autour duquel se sont différenciés les autres éléments ligneux. Nous l'avions déjà vue chez les Sphénophyllales (*Sph. insigne*, fig. 166). Les pôles du protoxylème sont disséminés sur tout le pourtour de la boucle, au centre de laquelle il y avait un îlot de fibres primitives, peut-être plus ou moins libériennes. Le protoxylème est centrifuge par rapport au centre de la boucle, entouré du métaxylème scalariforme ou aréolé et, s'il y a lieu, de bois secondaire, puis de liber. C'est une variété de la structure mésarche.

Le métaxylème établit la liaison entre les « stèles » anastomosées (bretelles).

Le bois secondaire, centrifuge par rapport au centre de la boucle, est pourvu de rayons parenchymateux.

Les sorties ont lieu sans ouverture de la boucle, par dilatation et étranglement de l'extrémité de la lame ligneuse à boutonnière; elles sont annulaires; on en voit dans la figure 200.

Cladoxylon UNGER. — Le genre a vécu du Dévonien moyen sup. au début du Carbonifère inf. et comprend à ce jour une dizaine d'espèces.

P. BERTRAND a conclu de ses recherches que ces végétaux ont dû avoir des formes très variées.

Les restes fossiles sont des tiges d'un diamètre modeste, jusqu'à 4 cm. de diamètre. P. BERTRAND a montré que *Clepsydropsis excelsa* est le phyllophore de Cl. *Ungeri*, et *Clepsydropsis exigua* P. BERT., celui de Cl. *mirabile* UNGER (2).

Nous savons aujourd'hui qu'un Cl. comprend quatre sortes d'axes différant entre eux par le nombre de leurs faisceaux :

1° Des *Cladoxylon*, axes de grandes dimensions représentant de grosses tiges. Leur anatomie, radiaire, est caractérisée par 16 à 24 lames vasculaires rayonnantes.

(1) P. BERTRAND pense qu'une telle structure n'a pas permis aux Cl. de supporter de grands efforts mécaniques, ce qui aurait été une cause de leur disparition rapide.

(2) On ne connaît pas encore les phyllophores (*Clepsydropsis*) de *Cladoxylon radiatum* UNGER et Cl. *Solmsii* P. BERTRAND.

2° Des *Hierogramma*, pétioles, mais qui sont aussi des axes : rameaux de *Cladoxylon*, couchés sur le sol ou étalés horizontalement à la façon de nos Sapins, à 8-12 lames ligneuses, ramifiés par dichotomie et tendant à s'aplatir dans le plan des bifurcations horizontales. Les rameaux latéraux portent à leur tour encore des *Hierogramma* ou des *Syncardia*, mais insérés verticalement.

3° Des *Syncardia*, ramifications d'ordre supérieur des *Hierogramma* et, comme eux, caulinaires.

4° Des *Clepsydropsis* dispersés ou en verticilles, ou liés à des rameaux sub-axillaires émis par les *Cladoxylon*, *Hierogramma* ou *Syncardia*; ce sont des phyllophores dressés. Ces *Clepsydropsis* sont les rachis des frondes du genre; ils se ramifient et portent non pas d'autres *Clepsydropsis*, mais, comme tout phyllophore, une ramification distique équivalente aux pennes (folioles) d'une Fougère, entre autres les pinnules digitées à sporanges (fig. 199).

Anatomiquement, un *Clepsydropsis* est un organe caulinaire ayant une barre ligneuse avec deux boucles (fig. 202).

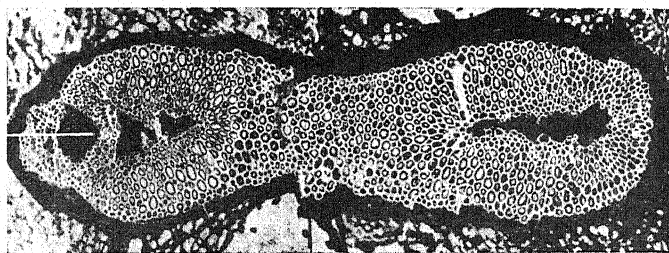


FIG. 202. — *Clepsydropsis excelsa* P. B.
Rachis primaire appartenant à *Cladoxylon taeniatum* UNGER.
s : anneau sortant destiné à un pétiole secondaire.

Les ramifications des *Clepsydropsis* ont un seul faisceau qui rappelle celui du pétiole de *Gleichenia*.

Au moment de son émission, le phyllophore est un organe cylindrique, avec une stèle en anneau à boucle centrale, puis la stèle s'aplatit, ce qui provoque la division de la boucle annulaire et la formation de la barre.

NOTE IMPORTANTE. — D'après les travaux les plus récents de P. BERTRAND, parus au cours de l'impression de ce volume, les *Clepsydropsis*, considérés encore ici comme phyllophores des *C.*, appartiendraient à des Fougères-Ankyroptéridacées (*Clepsydracées*), c'est-à-dire à des Hétérophyllophorées. Le g. *Clepsydropsis* ne désignerait pas un phyllophore d'un *Cladoxylon*, mais des restes de Fougères à stipe ayant une protostèle lobée évoquant celle de *Thamnopteris* (p. 227). Les *C.* ne porteraient donc que de gros pétioles (*Hierogramma*) lesquels, en se ramifiant, donnent les *Syncardia* et des ahlébies.

Pietzschia GOTHAN. — Ce genre a une structure semblable à celle de *Cladoxylon*. *P. Schulleri* GOTHAN, du Carbonifère inf.

Asteropteris DAWSON. — Ce genre est connu par deux espèces du Dévonien sup., *A. noveboracensis* DAWSON et *A. Kopf*.

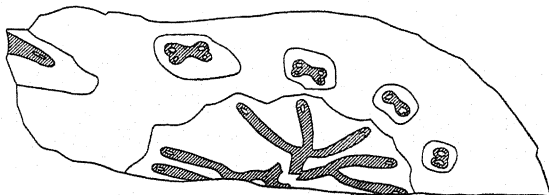
A. noveboracensis. — On n'en connaît que la tige avec l'écorce interne et les phyllophores au moment de leur émission. C'est une Cladoxylacée verticillée, herbacée et dressée.

Elle diffère des *Cladoxylon* uniquement par ses lames ligneuses rayonnantes formant une étoile ramifiée, par l'absence de bois secondaire et ses traces foliaires quadripolaires.

En coupe transversale (fig. 203) (1), le bois forme une étoile de 10-12

FIG. 203. — *Asteropteris noveboracensis* DAWSON.

Section transversale du stipe, montrant l'étoile ligneuse entourée de traces foliaires (phyllophores) (d'après P. BERTRAND).



branches elles-mêmes irrégulièrement ramifiées. Le bois est scalariforme. Le liber tapissait étroitement les branches de l'étoile.

Les parties connues de l'écorce étaient sclérifiées.

Les traces de phyllophores sont noyées dans la partie sclérifiée de l'écorce et entourées, chacune, par du liber et du tissu parenchymateux.

Leurs masses ligneuses sont plus ou moins en haltères, quadripolaires, avec quatre boucles, et proviennent de la bouche de la branche correspondante de l'étoile stélaire sous forme d'un anneau semblable à l'anneau d'émission des *Clepsydropsis*.

On ne sait pas comment les phyllophores sont construits à l'extérieur du

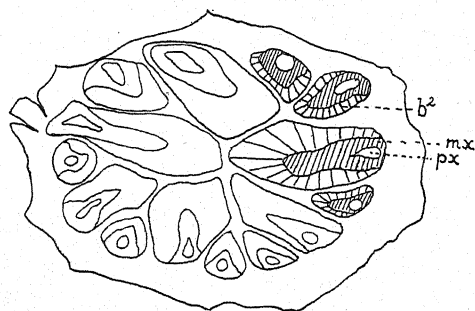


FIG. 204. — *Vaelkelia refracta* GOËPP., du Carb. inf. (d'après SOLMS-LAUBACH).

px : protoxylème.
mx : métaxylème.
b² : bois secondaire.

stipe; il est intéressant de noter que la nature quadripolaire des phyllophores évoque la fronde des Zygoptéridales.

Vaelkelia SOLMS-LAUBACH. — *V. refracta* GOËPP. (fig. 204), du Carbonifère inf., n'est connu que par des fragments de stipes polystéliques à stèles élémentaires plongées dans un parenchyme fondamental. Le bois secondaire est abondant surtout du côté du centre. La boucle de protoxylème est entourée de métaxylème et de bois secondaire scalariformes. Le liber, les ramifications, etc., sont inconnus.

(1) Cette lame mince étant légèrement oblique, coupe les émissions verticillées à plusieurs niveaux, ce qui permet d'étudier leur sortie.

Schizopodium HARRIS. — Ce genre du Dévonien moyen a été considéré longtemps comme appartenant aux Psilophytinées. En réalité, il s'agit probablement d'une Cladoxylale très primitive, bien qu'il soit encore trop tôt pour l'affirmer.

Les axes (*Sch. Davidii* HARRIS) ont une stèle étoilée avec bois secondaire tapissé de liber. La boucle existe. Dans l'ensemble, c'est une stèle de Cladoxylale très peu différenciée. Elle rappelle celle d'*Asteroxylon*, mais a du bois secondaire, et bois et liber sont en étoile (1). On ne connaît que des axes dichotomies aphylls de 3-25 mm. de diamètre.

*
**

La position systématique des Cladoxylacées a été longtemps discutée, et elle est encore, à certains égards, assez obscure. Le point essentiel acquis est que les Cl. sont des Filicinées, alors qu'avant les travaux de P. BERTRAND, on pouvait encore hésiter entre plantes à ovules et Filicinées.

Ces Filicinées sont parmi les plus anciennes que nous connaissons et ont une organisation relativement complexe, beaucoup plus différenciée que celle des Stauroptéridales. La polystélie, la symétrie foliaire de certains organes, sont des marques de supériorité relative manifeste. Cependant, les Cl. sont encore très primitives.

L'origine des Cl. doit être recherchée chez les Psilophytinées qui sont le seul groupe susceptible d'avoir pu les engendrer au Dévonien moyen. Par rapport aux Stauroptéridales, elles représentent probablement une lignée indépendante.

Etant contemporaines des premières Articulées, elles-mêmes issues des Psilophytinées, il n'est pas surprenant que les Cl. aient aussi certains traits communs avec les Articulées. La tendance à la verticillation, la boucle de certaines Articulées (*Sphenophyllum insigne*), homologues des boutonnières des Cl., sont des caractères qui pourraient faire croire à une filiation directe entre Articulées et Cl.

Voici pour les affinités avec les Cryptogames vasculaires ; mais ce groupe a aussi des traits de plantes à ovules, puisqu'il a été longtemps rangé parmi les Pteridospermées.

La structure anatomique des Cl. rappelle, en effet, celle des Médullosées. Enfin, la structure d'un *Clepsydropsis* étant exactement celle de la jeune tige de *Libocedrus* actuel, avec la différence qu'à la place des boucles parenchymateuses, il y a des canaux sécréteurs, évoque même les Conifères.

Nous voyons ici, peut-être mieux qu'ailleurs, combien les membres des lignées les plus anciennes se ressemblent à leur origine. La souche psilophytale commune, la faible différenciation, au Dévonien, des

(1) Comme on ne voit pas trace d'une assise génératrice, on s'est demandé si ce bois n'était pas secondaire qu'en apparence.

grandes lignées issues d'elle, explique les traits communs qu'elles montrent et pourquoi leurs affinités sont si discutées.

Zygoptérídales.

Cet ordre comprend deux familles : les Ankyroptéridacées (1) et les Etaptéridacées entièrement paléozoïques, mais dont nous retrouvons des souvenirs dans la flore actuelle.

Un caractère général de ces Filicinées est la possession de phyllophores sur lesquels les pennes sont insérées par paires alternes distiques (Etaptéridacées). La structure du phyllophore est caractéristique : il y a, en général, un massif ligneux en forme d'H., avec une lame horizontale reliant des extrémités plus ou moins développées.

Le stipe peut avoir une stèle étoilée (*Asterochlaena*).

La boucle n'est pas permanente, sauf exception (*Metaclepsydropsis paradoxa* UNGER [2]).

Les formations secondaires sont rares; on en observe chez *Metaclepsydropsis*, *Ankyropteris*, *Zygopteris* incl. *Botrychioxylon*, *Rhacophyton*.

Il existe rarement un limbe.

Les Z. sont, autant qu'on sache, toutes isosporées.

Etaptéridacées. — Cette famille, telle que nous la comprenons, a vécu du Carbonifère inf. au Permien inf. Elle est caractérisée par les ramifications de 1^{er} ordre (pennes primaires) du phyllophore (3), groupées par paires distiques et non insérées isolément. Aussitôt après la sortie du phyllophore, la trace foliaire se divise, par dichotomie, en deux branches dans un plan perpendiculaire à l'axe principal du phyllophore. Ces branches primaires, comme toutes les ramifications ultérieures, ont une structure nettement pétioleaire. Si la ramification s'arrêtait à ce degré primaire, et si elle était pourvue d'un limbe, nous aurions une Fougère dont les frondes seraient formées d'un rachis caulinaire sur lequel seraient insérées les folioles, par paires, alternativement de part et d'autre du phyllophore.

(1) Le nom d'Ankyroptéridacées remplace celui de Clepsydracées. Les Clepsydracées, avant les travaux de P. BERTRAND sur les Cladoxylales, comprenaient les genres *Clepsydropsis* et *Ankyropteris*. Les *Clepsydropsis* étant peut-être des fragments de Cladoxylales, il convient de changer le nom de la famille d'après le seul genre qui reste.

(2) Cette espèce, pour cette raison, est peut-être, comme on le verra (p. 215), le type d'un genre nouveau qui n'appartient pas à la famille des Etaptéridacées.

(3) Nous appelons toujours pennes primaires les ramifications de 1^{er} ordre du phyllophore. En comptant à partir du rhizome, c'est la ramification de 2^e ordre. Le rachis de la fronde est le phyllophore inséré sur le rhizome.

Mais les E. sont presque toujours beaucoup plus ramifiées. Ces pétioles primaires continuent de se diviser, mais en donnant, désormais, des ramifications insérées isolément et non plus par paires.

Ces curieuses frondes étaient insérées en ordre spiralé sur des tiges habituellement souterraines (rhizomes).

Du point de vue anatomique, l'axe portant les phyllophores est presque toujours typiquement protostélisque et, sauf exception, sans formations secondaires.

La structure foliaire, inexistante chez les Stauroptéridales, limitée chez les Cladoxylales, atteint ici toutes les ramifications à partir du rachis de la fronde. Elle mord même légèrement sur le phyllophore, puisqu'elle l'entame

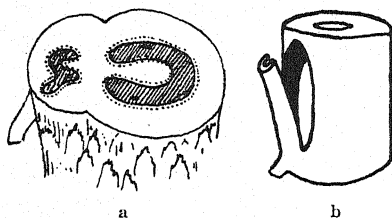


FIG. 205.

FIG. 205. — a : rupture d'un anneau vasculaire à l'émission foliaire, avec production d'une brèche foliaire. — b : le manchon vasculaire (pris dans ZIMMERMANN).

FIG. 206. — *Dineuron pteridoides* REN., du Carb. inf.

a : schéma du cordon ligneux du phyllophore. — b : coupe. — c : l'une des extrémités de la masse ligneuse d'un rachis primaire (a : d'après POSTHUMUS; b, c : d'après PAUL BERTRAND).

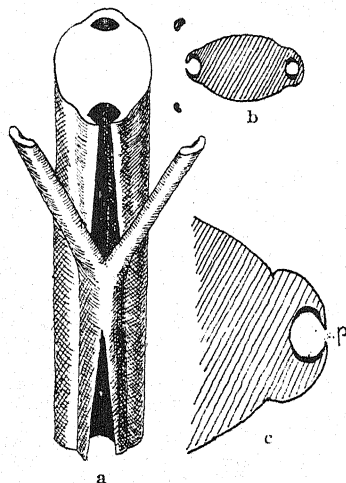


FIG. 206.

en provoquant l'ouverture de la boucle émettrice. Si la masse ligneuse, au lieu d'être solide, était un anneau, nous verrions s'établir une vraie brèche foliaire (fig. 205).

Chez les E., comme chez beaucoup d'autres Fougères, l'invasion de la structure foliaire n'entame pas beaucoup la stèle centrale. Cette « morsure » se reforme donc au-dessus du point de séparation de la trace de la stèle; la boucle se reforme. L'ouverture de la boucle explique l'inversion du sens de différenciation du bois, centrifuge dans la trace sortante, centripète dans le phyllophore.

Dineuron RENAULT. — Ce genre est du Carbonifère inf. d'Esnot. On en connaît deux espèces : *D. pteridioides* REN. et *D. ellipticum* KIDST. Ces petites Filicinées n'étaient probablement formées que d'un rhizome, de phyllophores et de penes de premier ordre.

On ne connaît que les phyllophores. Leur structure (fig. 206) montre un appareil ligneux elliptique, à bouts creusés, suivant le niveau, par un sinus

en croissant ou munis d'une boucle où sont logés le protoxylème et les pôles. La masse principale est du métaxylème. Cette structure de la stèle est la plus simple qui existe chez les Zygoptéridales.

Autour de ce bois, il y a du liber, un endoderme, puis une écorce partiellement sclérifiée.

Les émissions ont lieu alternativement aux deux extrémités de l'ellipse. La boucle s'ouvre et le rameau se divise aussitôt en deux, suivant un plan perpendiculaire au plan principal de la stèle-mère.

Metaclepsydropsis P. BERTR. - (**Arpexylon** WILLS.). — L'espèce la mieux connue est *M. duplex* WILL., du Carbonifère inf. Cette plante était une Fougère à rhizomes dichotomes d'où s'élevaient, insérées sur deux

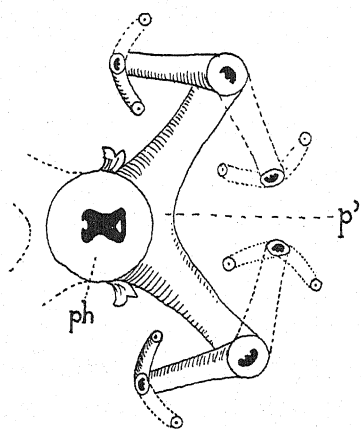


FIG. 207.

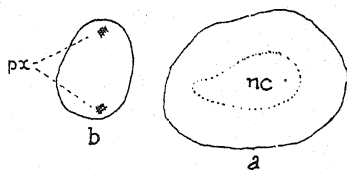


FIG. 208.

FIG. 207. — *Metaclepsydropsis duplex* WILLS. Schéma de la ramification. ph : phyllophore. — p' : la paire de pennes primaires (d'après HIRMER).

FIG. 208. — *Metaclepsydropsis duplex* WILLS. Coupe transversale du rhizome (a) et du cordon ligneux d'un phyllophore à son point de sortie (b).

px : protoxylème du phyllophore. — nc : noyau central de trachéides avec parenchyme.

génératrices, des frondes ramifiées jusqu'au troisième degré et peut-être au delà.

Les frondes sont formées d'un phyllophore portant, en alternance, des paires de pennes de premier ordre. Celles-ci sont elles-mêmes ramifiées, mais ne portent plus que des ramifications solitaires (fig. 207). On ne connaît ni limbe ni sporanges.

De chaque côté des pennes primaires, il y a des ahlébies (1) vascularisées.

La stèle du rhizome (fig. 208, a) est une protostèle formée de trachéides larges, réticulés, entourant un noyau de trachéides plus étroits réticulés et scalariformes accompagnés de parenchyme. Il n'y a pas de protoxylème différencié, et celui des phyllophores se perd dans le bois du rhizome avant d'avoir atteint le xylème interne.

Dans les rhizomes puissants, il y a parfois quelques formations secon-

(1) Selon GORDON, ces ahlébies seraient ici des pennes spécialisées (*cit. BROWNE*); selon HIRMER, ce seraient de vraies ahlébies (voir p. 200).

daïres (GORDON). Lorsque le rhizome émet les phyllophores, on voit se former deux massifs de protoxylème; ceux-ci se retrouvent aussi dans les phyllophores au moment de leur sortie (fig. 208, b, et 209).

L'émission des pennes est accompagnée de changements considérables de formes du cordon ligneux (fig. 209).

Les extrémités du corps ligneux, qui étaient si réduites chez *Dineuron*, sont considérablement développées et ont déterminé la forme d'un 8 couché. Le liber enveloppe complètement le bois.

La figure 209 montre les étapes de la sortie de la paire de pennes primaires. Les phénomènes débutent par une formation de boucles avec pôles (fig. 209, 1 et 2). Puis, ceux-ci se divisent en même temps que se prépare la sortie suivante, ce qui donne la forme si particulière à la boucle de la

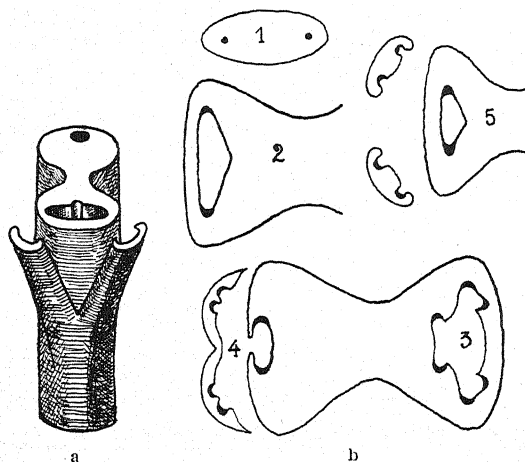


FIG. 209.
Emission
des pennes
par le
phyllophore
de *Metaclepsy-
dropsis duplex*.

a : schéma du
cordon ligneux
du phyllophore
(d'après POS-
THUMUS).

b : étapes succes-
sives de l'émis-
sion (d'après
P. BERTRAND).

figure 209, 3. Au stade suivant (fig. 209, 4), l'arc foliaire se détache, puis se rompt. La brèche du massif ligneux due à l'émission se referme et le cycle recommence. La boucle n'est donc pas permanente.

M. paradoxa UNGER, également du Carbonifère inf., a des phyllophores dans lesquels le massif ligneux est tellement étranglé qu'il est divisé en deux masses par l'interposition de parenchyme. Les sorties semblent se faire, comme chez *Cladocylon*, sous forme d'anneaux, ce qui indiquerait que cette espèce est plus primitive que la précédente, l'anneau ligneux étant une structure d'axe. La structure foliaire n'aurait donc pas envahi cette espèce aussi profondément que la précédente et n'atteindrait pas le phyllophore. Ces faits seraient comparables à ceux que nous verrons chez les *Osmondales* primitives.

Selon certains auteurs, P. BERTRAND et autres, *Gyropteris sinuosa* GOËPP., du Carbonifère inf., est un pétiole secondaire de *M.* ou de *Diplolabis*.

Diplolabis REN. — On connaît deux espèces de *D.* (*D. esnostensis* REN. et *D. forensis* REN.), réunies en une seule par SOLMS-LAUBACH, sous le nom de *D. Rœmeri*; elles sont du Carbonifère inf.

Cette Fougère avait probablement un rhizome garni de racines et portant des frondes divisées jusqu'au troisième degré, mais également sans trace de limbe, comme les espèces précédentes.

Les paires de ramifications qui représentent les pennes de premier ordre sont divisées, dès leur sortie du phyllophore, par dichotomie, et chacune de ces pennes est encore bi-pennée. Les ramifications de 2^e et 3^e ordre sont alternes distiques (fig. 210). L'exemple de *D. Rœmeri*

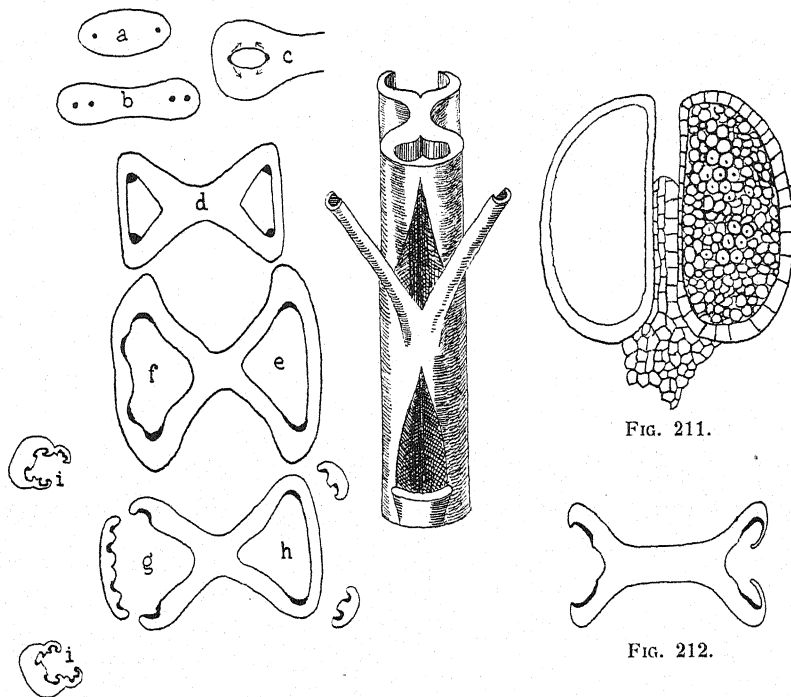


FIG. 210.

FIG. 210. — *Diplolabis Rœmeri*.

A droite : schéma du cordon ligneux du phyllophore ;
à gauche : les diverses étapes des sorties (d'ap. HIRMER, modifié par P. BERTRAND).

FIG. 211. — Sporangie de *Diplolabis Rœmeri* ($\times 40$; d'après RENAULT).

FIG. 212. — Bois du phyllophore de *Zygopteris primaria* CORDA (d'après P. BERTRAND).

montre clairement que les paires de pennes des Zygoptéridales représentent une dichotomie réduite aux deux branches de la fourche, le « manche » ayant disparu.

On remarque, comme chez les *Metaclepsydropsis*, deux aphyllées à la base des paires de pennes primaires.

Les sporanges attribués à cette espèce sont groupés par 3-6, fixés sur une colonne centrale (fig. 211), eu-sporangiés et pourvus d'une assise mécanique, mais on ne connaît pas avec certitude leur mode de déhiscence.

L'anatomie du rhizome montre la même structure que chez *Metaclepsydropsis* (fig. 208, a), sans protoxylème différencié et les phyllophores qu'il émet ont, au voisinage de leur point de sortie du rhizome, une stèle elliptique dont le bois montre les deux pôles de protoxylème déjà vus chez *Metaclepsydropsis*. Puis, à des niveaux un peu plus éloignés, le massif ligneux a, en coupe transversale, la forme d'un 8 couché; les pôles se sont divisés et une boucle s'est constituée (fig. 210, a-d).

Au moment d'émettre sa paire de pennes primaires, l'un des côtés du 8 couché dédouble ses pôles (fig. 210, f), puis la boucle se rompt (fig. 210, g). L'arc libéré se divise pour donner ainsi le cordon ligneux à chaque penne de premier ordre (fig. 210, h). Une nouvelle ramification donne les deux pétioles de deuxième ordre (fig. 210, i).

Les aphyllies sont vascularisées.

Les racines sont diarches.

Rappelons que *Gyropteris sinuosa* GOËPP. est peut-être un pétiole secondaire d'un *Diplolabis*.

Zygopteris CORDA (*s. str.*) - (incl. *Botrychioxylon* SCOTT). — Ce genre ne compte aujourd'hui plus qu'une espèce, *Zygopteris primaria* CORDA, du Westphalien au Permien inf. Ajoutons, avec réserve, *Z. Kidstoni*, du Carbonifère inf. (1).

Z. primaria avait des rhizomes (*Botrychioxylon paradoxum* SCOTT) remarquables par leurs puissantes formations secondaires. Protoxylème exarche, métaxylème scalariforme, et, au centre, une moelle mixte; bois secondaire à parois radiales et tangentielles ponctuées, avec rayons parenchymateux.

Péricycle et endoderme inconnus.

Les phyllophores ont, à la sortie, une structure de *Metaclepsydropsis* (fig. 209, 1), mais avec formations secondaires; celles-ci disparaissent progressivement, et le phyllophore libre a une structure (fig. 212) qui rappelle celle de *Diplolabis*; mais la lame de métaxylème qui unit les arcs latéraux est nettement plus allongée. La boucle est ouverte en permanence.

Etapteris RENAULT. — Les *Etapteris* ont vécu du Carbonifère inf. au Permien inf. On en connaît plusieurs (au moins 6) espèces.

Ces Fougères étaient probablement assez puissantes, car on connaît des phyllophores ayant plus de 2 cm. de diamètre (*E. diupsylon* WILL., Westphalien). Elles diffèrent de toutes les Filicinées vues jusqu'à présent par les ramifications ultimes pourvues d'un limbe. Nous voyons donc ici nettement, pour la première fois, des « folioles » (fig. 213). Celles-ci sont encore très rudimentaires, mal différenciées, aphyllées.

(1) Cette espèce (*Protoclepsydropsis Kidstoni* [P. BERTRAND, HIRMER]) est une plante mal connue, à rapprocher d'*Ankyropteris* (voir p. 221).

Chez *E. Lacattei*, il y avait, de plus, entre les paires de pennes, des ramifications foliolées directement insérées sur le phyllophore.

Les *E.* avaient aussi des aphyllées (1).

Les sporanges (*E. Lacattei*, du Permien inf.) étaient fixés par petits groupes de 6-8 au sommet des ramifications de dernier ordre des frondes, ou de pinnules fertiles (fig. 214). Ils étaient concrets par la base, de la taille de 2,5 mm. \times 1,5 mm., piriformes, pourvus d'un anneau très net et à déhiscence probablement apicale. La base du sporange est vascularisée.

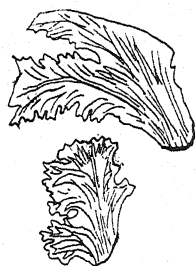


FIG. 213.

FIG. 213. — Folioles d'*Etapteris Lacattei* ($\times 4$; d'après ZEILLER et RENAULT).

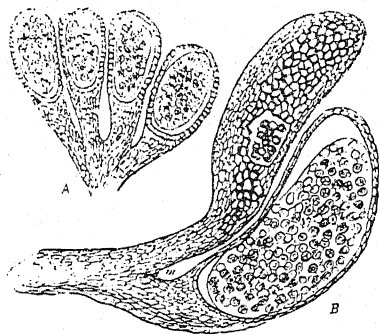


FIG. 214. — Sporangies d'*Etapteris Lacattei* REN., du Perm.

A, B : groupes de sporanges.
C : coupes transversales de sporanges (d'après RENAULT).

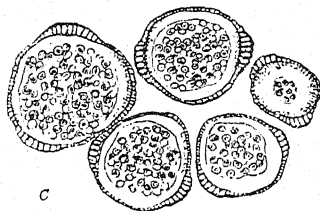


FIG. 214.

L'anatomie (*E. Lacattei*) montre des phyllophores à bois en « H » (fig. 215, a). Le liber entoure le bois et emplit tous les sinus.

La grande masse du bois est du métaxylème. Le protoxylème est dans les petites dépressions externes (fig. 215, 1).

Dans cette espèce, comme chez *Zygopteris*, il ne se forme une boucle à aucun moment. Les deux massifs ligneux de la première paire de pennes naissent séparés (fig. 215, 2), mais fusionnent dès qu'ils ont quitté la stèle du phyllophore (fig. 215, 3), puis se séparent à nouveau, cette fois-ci définitivement (fig. 215, 4) pour se rendre dans les pétioles primaires. La figure 216 montre la forme du bois.

E. Bertrandi SCOTT (Westphalien) (fig. 217) forme une boucle. Cette espèce est moins « accélérée », puisque la boucle peut se reformer après l'émission.

Corynepteris BAILLY. — Ce genre date du Carbonifère. Il compte plusieurs espèces, dont la mieux connue est *C. corallioides* GUTBIER

(1) Les aphyllées de *E. cornuta*, par exemple, sont connues sous le nom d'*Aphlebia Dessorti* ZEILLER.

(Carb. inf.). Cette Fougère avait des rhizomes dorsi-ventraux portant des frondes typiques de Zygoptéridales plusieurs fois ramifiées. Chez *C. corallioides*, les pétioles de premier ordre étaient tordus de telle façon qu'ils étaient dos à dos (P. BERTRAND).

A la base des phyllophores et des pétioles primaires, il y avait des aphyllées.

Les ramifications de dernier ordre (troisième) étaient dilatées en

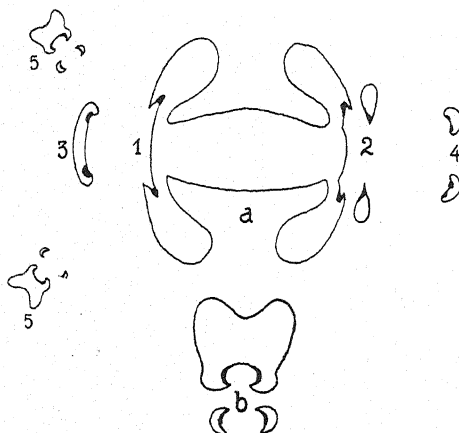


FIG. 215.

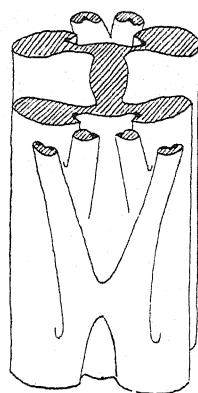


FIG. 216.

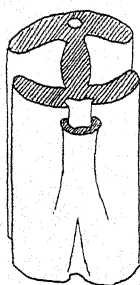


FIG. 217.

FIG. 215. — *Etabteris Lacattei*.

a : émissions successives des pennes primaires.

b : émission des pennes secondaires.

FIG. 216. — Schéma du bois d'un phyllophore d'*Etabteris Lacattei* (d'après POSTHUMUS, lég. retouché).FIG. 217. — *Etabteris Bertrandi*

SCOTT. Schéma du bois du phyllophore.

folioles plus ou moins nervées. La nervation des folioles permet de penser que la ramification dépassait primitivement le troisième degré, car les folioles représentent clairement une palmure des ramifications ultimes (fig. 218, a). Les pinnules fertiles portaient, inséré à la base et sur la nervure, un synange de 5-7 sporanges orné d'un anneau en « U » renversé. Le synange a l'aspect d'un fruit (fig. 218, b, c, d).

L'anatomie est inconnue.

L'appareil sporifère est extrêmement intéressant à plusieurs égards.

Les sporanges étant homologues de ceux d'*Etabteris Lacattei*, lesquels sont, comme nous avons vu, des ramifications ultimes affectées

à la sporogénèse; il s'ensuit que la foliole sporangifère représente un ensemble ramifié de télomes, dont une partie est fertile et conrescente en synange, l'autre stérile et dilatée en limbe. Cette structure est générale, mais elle est particulièrement nette chez *C*.

Lorsque tous les télomes des penne sont fertiles ou stériles, les frondes sont spécialisées, comme chez *Blechnum* et les Ophioglossacées. Dans le cas où les télomes sont libres, la penne est dite divisée ou séquée; lorsqu'ils sont unis, il en résulte une foliole à limbe étalé. Chez la plupart des Fougères, la penne représente un ensemble mixte de télomes.

Les Fougères anciennes nous montrent encore quelle est la valeur morphologique du sporange. L'opinion classique est que le sporange est une simple émergence épidermique homologue d'un poil. Cette

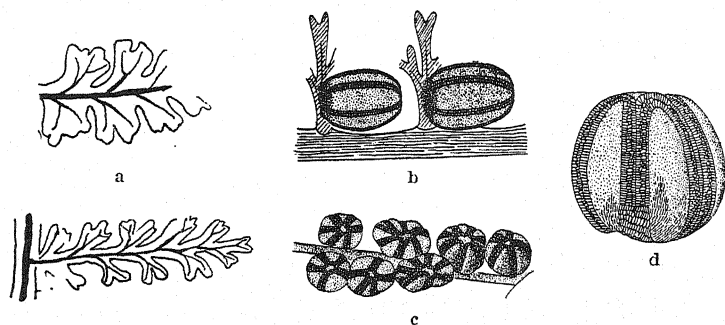


FIG. 218. — *Corynepteris corallioides*, du Carb. inf.
a : pinnules stériles. — b, c : pinnules fertiles. — d : un sporange
(pris dans ZEILLER).

interprétation repose sur l'observation des Fougères vivantes dont les sporanges, en effet, n'ont pas trace de vascularisation et se développent comme un poil aux dépens de cellules épidermiques. Or, les Fougères fossiles (*Stauropteris*, *Etapteris*) montrent clairement que les sporanges sont, à l'origine, des axes qui ont ensuite acquis la symétrie bilatérale, puis ont perdu toute vascularisation.

L'ancienne organisation est indiquée, chez les Fougères actuelles, par la situation des sporanges sur des nervures ou à leurs extrémités et la structure des cellules reliant les sporanges et la nervure sous-jacente. A la lumière des faits paléobotaniques, ces cellules représentent les derniers vestiges du cordon vasculaire.

Ankyroptéridacées. — Les A. ont vécu du Carbonifère moyen au Permien inf. Elles comprennent quatre genres (1) : *Ankyropteris*

(1) Le g. *Menopteris* STENZEL (*M. dubia* COTTA, du Permien inf.) appartient peut-être aussi aux Ankyroptéridacées.

Zygopteris Kidstoni P. BERTRAND (*Protoclepsydropsis Kidstoni* [P. BERTRAND] HIRMER) est une plante mal connue à rapprocher d'*Ankyropteris*.

(STENZEL) P. BERTRAND (7 espèces), *Asterochlaena* CORDA, *Austroclepsis* SAHNI et *Asterochlaenopsis* SAHNI. C'étaient des Fougères en partie grimpantes (*Ankyropteris*), se ramifiant monopodiquement, avec rameaux axillaires, ou par dichotomie (*A. corrugata* WILLIS., du Westphalien), à frondes (phyllophores) insérées isolément en spires lâches ou par verticilles (*A. Brongniarti* REN., du Permien inf.). Les phyllophores n'ont pas une symétrie d'axe rigoureuse, et les pennes primaires sont insérées isolément, non par paires. A la base des pennes de 1^{er} et de 2^e ordre, il y avait deux ahlébies, et le stipe portait lui-même des appendices ahlébiformes vascularisés. On ne connaît pas de limbe.

Les sporanges attribués aux A. sont piriformes, avec un anneau très large. Les A. étaient probablement isosporées.

Anatomiquement elles sont caractérisées par une stèle plus ou moins étoilée dans le stipe et, dans le phyllophore, en forme d'« H » à bras plus ou moins longs.

On ne connaît de formations secondaires que chez *A. corrugata*.

Ankyropteris (STENZEL) P. BERTRAND. — On connaît sept espèces d'A. trouvées dans les dépôts allant du Westphalien au Permien inf.

A. Grayi WILLIS., du Westphalien, était une espèce à ramification monopodique, à tronc de liane pouvant atteindre plus de 2 cm. de diamètre, pourvue d'appendices ahlébiformes vascularisés.

Les frondes étaient espacées, insérées en ordre spiralé, de diamètre égal à celui du tronc. Tout le long en sortaient des racines.

La stèle caulinaire est une étoile habituellement 5-radiée, formée de métaxylème périphérique et de protoxylème central, qui pénètre jusqu'aux extrémités des bras ligneux (fig. 219, a).

Au centre, il y a un peu de moelle mixte, qui pénètre elle-même légèrement dans les bras du bois. Le bois est tapissé d'un manteau de liber. L'épiderme a des poils multicellulaires.

De nombreuses émissions sont destinées aux appendices ahlébiformes du tronc, ainsi qu'aux racines diarches.

Le phyllophore, au moment de sa naissance, forme une unité anatomique avec son rameau axillaire (fig. 219, c). Ce complexe est issu (fig. 219, b, c) de la branche correspondante de l'étoile caulinaire. Puis il se dissocie en stèle du rameau et stèle du phyllophore (fig. 219, d, e) avec dédoublement des pôles du phyllophore. La stèle du rameau, d'abord ronde (fig. 219, e) prendra peu à peu la forme étoilée, et celle du phyllophore acquiert la forme d'un « H »; le protoxylème s'y localise dans les quatre sommets des branches (fig. 219, f).

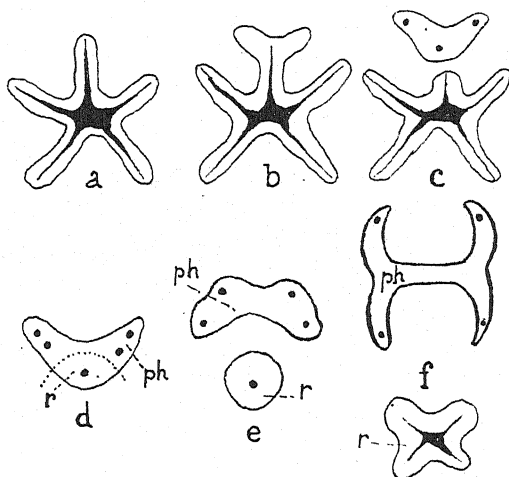
A. westphaliensis P. BERTR., du Westphalien, n'est connu que par son phyllophore épineux. Celui-ci a la même structure que chez l'espèce précédente, mais les branches de l'« H » sont un peu dissymétriques, ce qui donne à la stèle la forme d'une ancre double (fig. 220). Les pôles de protoxylème sont aux extrémités d'une boucle allongée et étroite.

Les phyllophores émettent des pennes sans ouverture de la boucle.

A. Williamsoni P. BERTR., du Westphalien, a des phyllophores avec un « H » ligneux plus réduit (fig. 221).

Fig. 219. — Structure et émission foliaire chez *Ankyropteris Grayi* WILLS.

- a : stèle du stipe.
b, c : émission du complexe vasculaire rameau axillaire + phyllophore.
d : les stèles du rameau axillaire (r) et du phyllophore (ph) se séparent.
e : la séparation est totale.
f : les stèles du phyllophore et du rameau axillaire ont leur forme définitive.



A. corrugata WILL., du Westphalien, est caractérisé par sa ramification purement dichotome. La stèle du stipe est obscurément étoilée et celle du

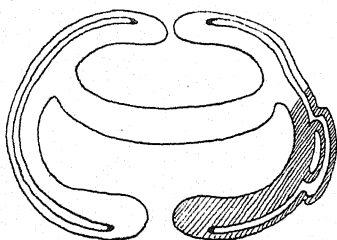


FIG. 220.

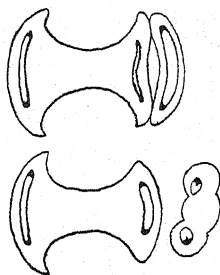


FIG. 221.

FIG. 220. — Phyllophore d'*Ankyropteris westphaliensis* P. BERTR. (d'après P. BERTRAND).

FIG. 221. — *Ankyropteris Williamsoni* P. BERTR. Phyllophore et émission de la penne de 1^{er} ordre (d'après P. BERTRAND).

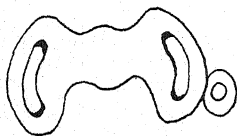


FIG. 222.

FIG. 222. — *Ankyropteris corrugata* WILLS. (d'après P. BERTRAND).

phyllophore à branches courtes est obtuse (fig. 222). Le stipe a des formations secondaires (HOLDEN).

A. Brongniarti REN., du Permien d'Autun, encore très peu connu, avait des phyllophores verticillés par 5.

Asterochlaena CORDA. — Ce genre comprend deux espèces probablement très voisines, à en juger par leur structure : *A. laxa* STENZEL, du Permien inf., et *A. ramosa* CORTA, dont on ne connaît ni l'âge ni l'origine. La première a été bien étudiée par P. BERTRAND; on n'en connaît que le stipe.

A. laxa était une Fougère à stipe dressé de 4-5 cm. de diamètre, entouré d'un épais manteau de bases persistantes de pétioles. Les phyllophores sont très rapprochés, disposés en spires serrées suivant un indice phyllotaxique voisin de l'état verticillé (2/20 ou 2/21). De nombreuses racines diarches sortaient entre les phyllophores.

L'anatomie (fig. 223), très remarquable, représente le type de structure en étoile le plus compliqué. Au centre, il y a le corps ligneux avec une moelle

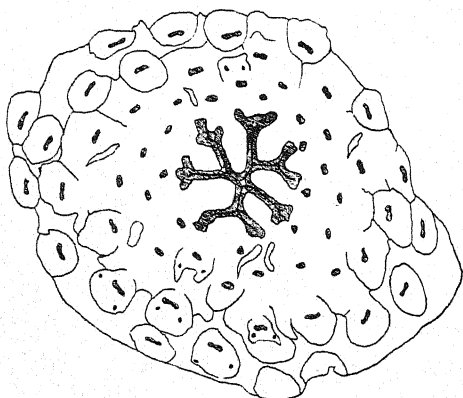


FIG. 223.

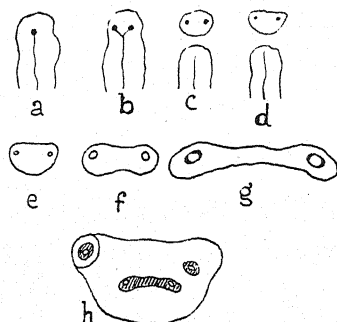


FIG. 224.

FIG. 223. — *Asterochlaena laxa* STENZEL. Stipe (d'après P. BERTRAND).

FIG. 224. — *Asterochlaena laxa* STENZEL. Emission des phyllophores et des pennes de 1^{er} ordre (inspiré des travaux de P. BERTRAND).

mixte, elle-même étoilée. Cette moelle réapparaît aux points de bifurcation des branches, mais elle manque dans les rayons, dont le centre est seulement occupé par des trachéides de protoxylème. Le protoxylème tapisse aussi la moelle centrale et des points de bifurcation.

Le liber est accolé au bois et en épouse toutes les sinuosités.

Les phyllophores sont insérés si densément qu'une seule coupe intéresse tous les niveaux de leur organisation anatomique.

Au moment de l'émission des phyllophores, on voit se différencier nettement, aux extrémités des branches, un pôle de protoxylème, point de départ de la formation de la stèle du phyllophore dont la figure 224 (a-g) montre les étapes. Le phyllophore formé a une stèle allongée avec deux boucles. L'émission des pennes de premier ordre a lieu sous forme d'anneaux aux dépens des boucles périphériques (fig. 224, h).

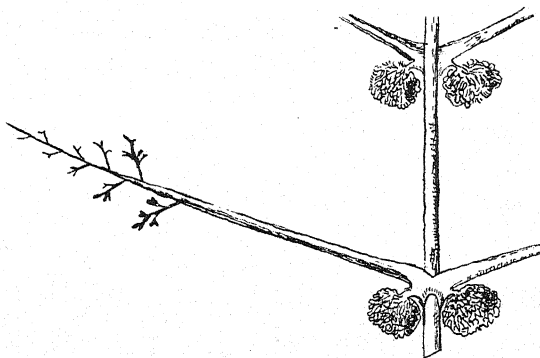
Austroclepsis SAHNI. — Ce genre, connu par une espèce (*A. [Clepsydropsis] australis* OSBORNE), est du Permo-carbonifère d'Australie. Il est très voisin d'*Ankyropteris*; les phyllophores sont identiques à des *Clepsydropsis*.

Asterochlaenopsis SAHNI. — Ce fossile, décrit par STENZEL sous le nom de *Clepsydropsis kirgisica*, du Permien, indique une plante très voisine d'*Asterochlaena*. Le stipe est entouré d'un manchon de phyllophores.

GENRES RATTACHÉS AUX ZYGOPTÉRIDALES

Cephalotheca NATH. (1). — Ce genre est connu par trois espèces du Dévonien sup. de l'Île des Ours. Les restes connus (fig. 225) sont des axes portant des pennes insérées par paires alternes (2). Chaque penne est composée d'une moitié fertile et d'une moitié stérile.

FIG. 225.
Cephalotheca
mirabilis NATH.
(pris dans HIRMER).



La dernière est allongée avec ramifications ultimes dilatées en limbe, tandis que la fertile est très courte, à ramification très dense. Les sporanges sont allongés, pointus, sans anneaux, groupés en paquets au sommet des ramifications fertiles.

Les paires de pennes sont homologues des pennes primaires des Zygoptéridales. Une penne de *C.* est comparable à la fronde de *Botrychium* dont une moitié est feuillée, l'autre fertile.

Rhacophyton (*Rh. incertum* [DAWS.] KR. et WEYL.), du Dév. sup., est une Fougère à frondes nues, sans limbe, et buissonnantes par le mode d'émission des ramifications par paires. Les pennes primaires sont typiquement zygoptéridiennes. Les phyllophores ont, en coupe, un corps ligneux primaire elliptique avec protoxylème mésarche entouré d'un manchon de bois secondaire. Les frondes fertiles ont des groupes de sporanges terminaux.

Les genres *Brittsia* (Carb. sup.), *Rhodeites* NEMEJC (genre créé pour *Rhodea subpetiolata* H. Por.) et *Desmopteris*, longtemps douteux, sont aussi des Zygoptéridales.

(1) Selon certains auteurs, ce genre appartient aux Ptéridospermées.

(2) Comme on ne connaît pas l'anatomie de ces plantes, on ne peut affirmer qu'il s'agit d'un phyllophore.

REMARQUES GÉNÉRALES SUR LES ZYGOPTÉRIDALES

Nous pouvons distinguer chez les Z. deux groupes de genres : celui où les boucles, au cours des émissions, s'ouvrent, et celui où les boucles sont permanentes. La permanence ou l'intermittence de la boucle sont en rapport avec l'importance que la structure foliaire a prise dans l'organisme. Une émission sous forme de boucle prouve que la structure foliaire n'a pas encore complètement pris possession des organes formés.

Les Z. dont la boucle ne s'ouvre pas ont des pennes primaires qui ont, au moins à la naissance, une structure de phyllophore. Les émissions accompagnées d'ouverture de boucle dénotent des pennes qui ont une structure foliaire dès leur naissance. Les *Ankyropteris*, *Asterochlaena*, sont donc plus phyllophorées que les Eptaptéridacées; elles sont donc plus primitives, puisqu'elles se rapprochent davantage de l'organisation ancestrale représentée par *Stauropteris*.

Les phyllophores des Ankyroptéridacées sont moins rigoureusement actinomorphes que ceux des Eptaptéridacées et des Holophyllophorées. On observe une tendance vers la symétrie foliaire.

Ce trait rappelle les *Hierogramma* des *Cladoxylon* (p. 209).

La structure anatomique est en faveur d'une parenté des Zygoptéridales avec des Cladoxylales primitives encore inconnues ou d'une origine directe chez les Psilophytinées, également à préciser.

Chez les Zygoptéridales, nous voyons s'ébaucher la fronde moderne des Fougères. Ce grand groupe est complètement éteint, mais survit peut-être encore dans les Ophioglossales (voir p. 247).

c. — GROUPE INTERMÉDIAIRE

Osmondales.

Cet ordre se compose d'une seule famille, les Osmondacées. Celles-ci sont, à certains égards, intermédiaires entre les Phyllophorées et les Aphylophorées, comme elles le sont entre les Eusporangiées et les Leptosporangiées. La paroi, la déhiscence du sporange, le prothalle assez massif, sont des traits d'eusporangiées. Les archégones et les anthéridies, la forme de l'anneau, le rachis nu, non couvert d'écailles, par exemple, sont nettement leptosporangiés.

Les O. ont un stipe plus ou moins puissant dressé ou souterrain et recouvert des bases des pétioles entre lesquelles sortent les racines.

La fronde est plus ou moins divisée.

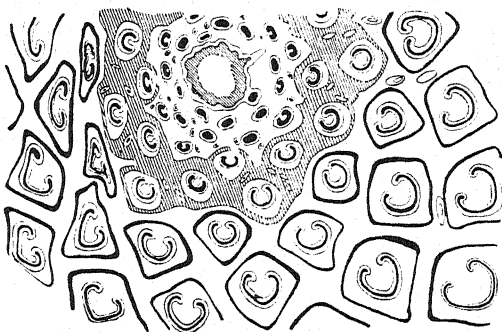
Les sporanges sont, sur des parties spécialisées de la fronde, pourvus d'un anneau aplati-subapical.

Les *O.* fossiles montrent une diversité beaucoup plus grande que les types actuels. Trois genres seulement survivent, alors qu'on en a reconnu une douzaine à l'état fossile.

Les *O.* ont apparu au Permien sup. (1). Elles étaient nombreuses au mésozoïque et déclinent depuis. On n'a encore trouvé aucune *O. certaine* dans le Trias.

L'anatomie des stipes (2) est très remarquable, car elle montre toutes les structures qui se sont succédé. Les *Osmondes* fossiles synthétisent,

FIG. 226.
Stipe de *Thamnopteris*
Schlechtendalii
avec
son manchon foliaire
(dessin communiqué
par P. BERTRAND).



à elles seules, toutes les étapes phylétiques parcourues par l'appareil vasculaire.

Le type des *O.* permienes est *Thamnopteris Schlechtendalii* EICHW., à stipe dressé, puissant (plus de 10 cm. de diam.), recouvert d'un manteau de pétioles (fig. 226).

La tige possède une protostèle pleine et sans moelle. Autour du bois, il y a l'endoderme et une écorce épaisse, avec de nombreuses traces foliaires (fig. 226).

Les frondes sont insérées sur le stipe en ordre spiralé. Une coupe transversale intéresse donc les pétioles à tous les niveaux.

Les traces foliaires prennent naissance sous forme de saillies et quittent la stèle sans provoquer de brèche foliaire (fig. 227, 1; 228, a). Elles ont à la base une protostèle à pôle central (fig. 227, 2); puis, à mesure qu'on s'élève dans le pétiole, elles prennent successivement la forme d'une masse ligneuse annulaire, avec du parenchyme au pôle ligneux (fig. 227, 3), puis celle d'un arc qui s'ouvre de plus en plus (fig. 227, 4-9), en même temps

(1) RENAULT a trouvé, dans le Culm d'Esnost, des sporanges rappelant ceux d'*Osmunda*, qu'il a appelés *Todeopsis*. Les *Discopteris* STUR et *Kidstonia* ZEILLER, du Carb. sup., ont été rapprochés, eux aussi, des *Osmondales*. L'existence d'*Osmondes* au Carb. n'est pas impossible.

(2) Les organes foliaires, supposés appartenir aux *O.* sans pouvoir être déterminés plus exactement, ont été groupés sous les noms de *Cladophlebis* BRONGT. et de *Todites* SEW.

que les pôles se multiplient. Le liber finit par tapisser toute la surface de l'arc foliaire; ainsi se constitue la trace foliaire osmondienne typique, avec 10-20 pôles sur le bord antérieur. Le côté concave de l'arc regarde le stipe.

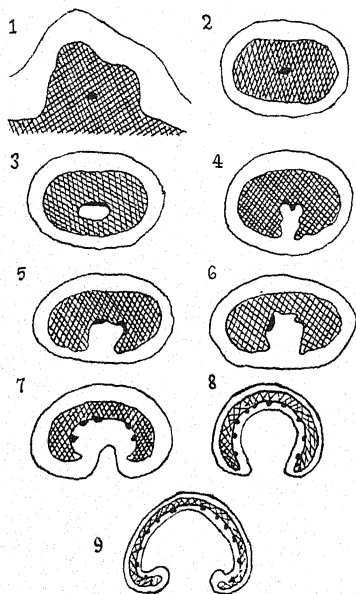


FIG. 227.

*Thamnopteris
Schlechtendalii*
EICHW.

A gauche: schémas illustrant les étapes de l'émission de la trace foliaire (d'ap. KIDSTON et GWINNE-VAUGHAN); à droite: les schémas précédents figurés à une et même échelle (pris dans BOWER).

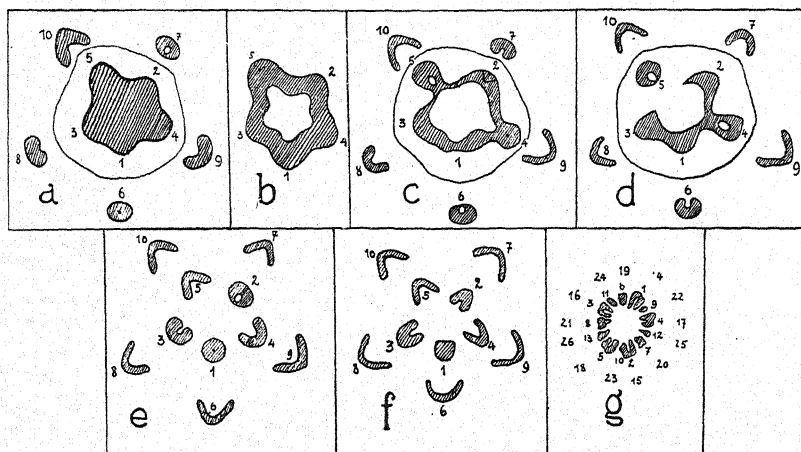


FIG. 228. — Schémas montrant la structure des Osmondales. Tous sont, dans un but de simplification, dessinés avec un indice phyllotaxique supposé 2/5, sauf celui de la figure g qui traduit la réalité.

a: *Thamnopteris*, du Permien. — b: Osmondacée triasique hypothétique. — c: *Osmundites Dunlopi*, du Jurassique. — d: *Osmundites Kolbei*, du Jurassique sup. — e: Osmondacée hypothétique, intermédiaire entre *O. Kolbei* et les *O.* actuelles. — f: *Osmunda regalis* (schématique). — g: *Osmunda regalis* (d'après HABERLANDT); la trace 10 est fusionnée avec 2.

Ce développement montre que la fronde de *Th.* est partiellement un phyllophore. La protostèle est elle-même intéressante, parce qu'elle tend vers l'actinostélie.

Les *O.* postpermienues peuvent être groupées autour du g. *Osmundites* UNGER, qui a vécu du Jurassique au Pliocène et peut être considéré comme l'aïeul des *O.* actuelles. Au manque d'*O.* au Trias correspond aussi une lacune dans la belle succession des structures anatomiques.

Chez les *O.* mésozoïques, le stade *Thamnopteris* est dépassé.

Osmundites Dunlopi KIDST. et GW.-VAUGH., du Jurassique de la Nouvelle-Zélande (fig. 228, c, et 229, b), a une tige siphonostélisque, mais le pétiole, dès son émission, a une stèle pourvue d'une petite boucle qui s'ouvre très rapidement (fig. 228, c). Le pétiole d'*O. Dunlopi* a donc une évolution vasculaire « accélérée », puisque le stade de la boucle est réalisé à un moment où, chez *Thamnopteris*, l'émission n'est pas encore différenciée anatomiquement. Il a

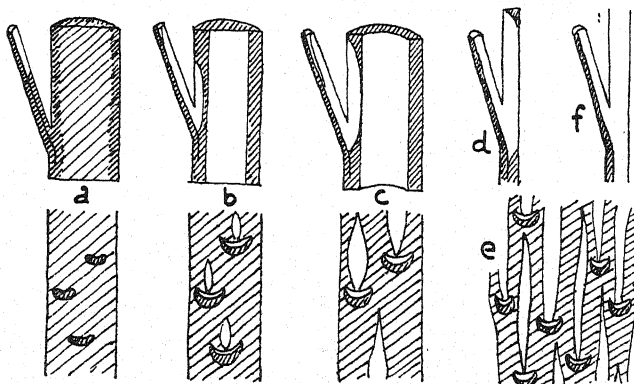


FIG. 229. — Schémas montrant l'influence de la descente foliaire sur la stèle de la tige.

a : *Thamnopteris*. — b : *Osmundites Dunlopi*. — c : *Osmundites Kolbei*. — d, e : *Osmunda regalis*. — f : schéma montrant le terme extrême non réalisé chez les Osmondales, mais existant chez les Marattiales et *Botrychium*.

la structure foliaire dès qu'il se sépare de la stèle-mère, alors que chez *Th.* le départ a lieu avec celle d'un axe. En d'autres termes, la structure foliaire, qui n'avait pas atteint la base du pétiole chez *Th.*, a maintenant envahi complètement la fronde et a mordu sur la siphonostèle de la tige (fig. 228 [a-c]; 229 [a, b]).

Chez *O. Kolbei* SEW., du Wealdien, le mouvement de descente de la structure foliaire est encore plus accentué et entame profondément la siphonostèle en y déterminant des brèches foliaires (fig. 228, d, et 229, c). Le développement est encore plus accéléré. On voit dans ces schémas que le stade 7 de *Thamnopteris* (fig. 228, a) est déjà réalisé, chez *O. Kolbei*, par la sortie 4 (fig. 228, d). La tige, solide chez *Th.*, se fragmente : à la monostélie succède un morcellement, étape vers la polystélie.

Dans cette espèce, la moelle a encore des trachéides, ce qui prouve l'origine vasculaire de ce tissu chez les Osmondes.

En comparant les schémas a, c et d de la figure 228, on comprend qu'il manque un terme intermédiaire que nous avons représenté figure 228, b.

Or, *Thamnopteris* étant permien et *Osmondites Dunlopi* jurassique, le terme manquant correspond précisément à la lacune triasique des Osmondes. On peut donc en connaître la structure, bien qu'aucune Osmonde triasique n'ait encore été découverte.

L'anatomie d'*O. Kolbei* permet de comprendre les *O.* actuelles. Les progrès centripètes de la structure foliaire, entamant profondément la stèle primitive, y déterminent la polystélie classique (fig. 228, *f, g*, et 229, *d*).

Cependant, chez *Osmunda regalis* et chez certaines *O.* secondaires et tertiaires (*Osmundites Gibbiana* Kmsr. et Gw.-V., Jurassique; *O. Schemnitzensis* PETTKO, Tertiaire), la polystélie n'est pas parfaite, les stèles élémentaires n'étant pas complètement individualisées, le bois seul étant disjoint. Le liber forme encore un manteau continu.

Une polystélie presque parfaite existait chez certaines Osmondes secondaires. Chez *Osmundites skidegatensis* PENH., du Crétacé inf., les méristèles

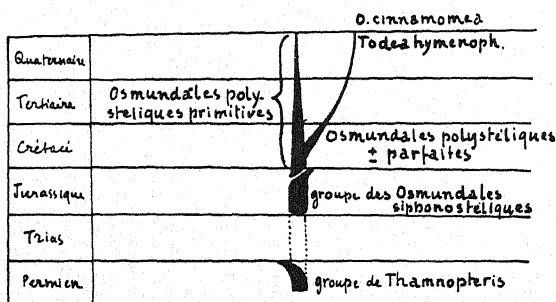


FIG. 230.

FIG. 230. — Filiation probable des Osmondales.

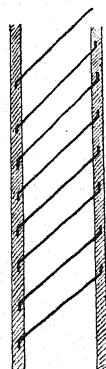


FIG. 231.

FIG. 231. — Course des faisceaux dans *Paradoxopteris Stromeri* HIRMER, du Cénomanién.

En hachures : les grands faisceaux droits;
en noir : les petits faisceaux obliques (d'après HIRMER).

sont entourés de liber; *O. Carnieri* SCHUSTER (1) a un endoderme interne différencié.

Parmi les Osmondacées actuelles, seules, *Osmunda cinnamomea* L. et *Todea hymenophylloides* (RICH. et LERSS.) PRESL. ont une polystélie presque intégrale.

On peut donc admettre qu'à un moment donné (Crétacé), le phylum des *O.* a détaché un tronçon qui a rapidement évolué et engendré les formes anatomiquement les plus différenciées. Ainsi s'explique l'existence, dans la flore actuelle, de types très différenciés, tels *O. cinnamomea* et *T. hymenophylloides*, en même temps que de l'Osmonde royale, type beaucoup moins évolué, représentant des Osmondes relativement primitives venues jusqu'à nous (fig. 230).

(1) Age inconnu (entre Jurassique et Tertiaire).

APPENDICE

HIRMER a décrit (1925) un genre nouveau d'Osmondacées sous le nom de *Paradoxopteris* (*P. Stromeri*) HIRMER, du Cénomanién d'Égypte. On n'en connaît que des restes de l'écorce avec les traces foliaires.

Cette Osmondacée était un vrai petit arbre avec ses stipes de 30 cm. de diamètre.

Les traces foliaires sont osmondiennes, mais avec un seul paquet de protoxylème du côté concave.

Les traces foliaires sont de grande taille et, entre elles, se trouvent de petits faisceaux. Les premiers ont une course droite, les autres obliques; ceux-ci naissent sur les gros cordons et s'y jettent de nouveau à un niveau plus haut (fig. 231), après avoir parcouru obliquement la moitié de la circonférence du stipe (1).

**

Les Osmondacées sont un excellent exemple montrant la substitution progressive de la structure foliaire à la structure caulinaires. Elles illustrent, à elles seules, le développement phylétique du système vasculaire.

On constate l'influence des progrès de la descente de la structure foliaire sur l'organisation anatomique générale. Les figures 228-229 montrent comment le développement de la structure foliaire provoque des brèches dans la colonne ligneuse du stipe, lesquelles, en s'accroissant, déterminent finalement le manchon ligneux en réseau réalisé chez *O. regalis*, réseau traduit, en coupe transversale, par un morcellement et, finalement, une polystélie.

L'étude de la fronde de *Thamnopteris* est particulièrement suggestive. Cette fronde est encore partiellement phyllophorée et montre bien la place des Osmondales entre les Phyllophorées et les Aphylophorées. Imaginons que la structure caulinaires progresse, au lieu de reculer; le rachis de la fronde serait un phyllophore. La progression jusqu'aux ramifications ultimes conduirait à une plante du type stauroptéridien. L'origine et la signification phylogénétique de la structure foliaire et de la polystélie sont ainsi claires. Ces phénomènes expriment une évolution orthogénétique qui a débuté par les extrémités, c'est-à-dire par les cauloïdes ou télomes ultimes, puis a gagné peu à peu les ramifications d'ordre inférieur pour envahir finalement, dans les cas extrêmes, la tige en y déterminant le morcellement stélisque et la polystélie. La polystélie la plus avancée est ébauchée chez les Osmondes actuelles, mais existait dès la fin du Crétacé. La poly-

(1) Note ajoutée pendant l'impression : D'après les travaux les plus récents (HIRMER), le stipe de *P.* serait l'axe de *Weichselia reticulata*, Marattiale cosmopolite du Crétacé (voir p. 253).

stélie intégrale avec endoderme différencié autour de chaque stèle n'est atteinte nulle part.

Les Osmondales paraissent issues des Phyllophorées. Il y a même, avec certaines de celles-ci, qui ont des stipes entourés d'un manchon de phyllophores (*Asteropteris*, *Asterochlaena*, *Asterochlaenopsis*), une remarquable homologie d'organisation. Dans notre monde, elles représentent, avec les Ophioglossales, les parents les plus proches de ces Filicinées très anciennes.

2. — APHYLLOPHORÉES

a. — EUSPORANGIÉES

Inversicaténales.

Ces Filicinées — toutes paléozoïques — ont des frondes entièrement foliaires, comme les Fougères actuelles, mais elles en diffèrent, en général, par une courbure inverse de l'arc foliaire, d'où le nom qui leur a été donné (CH. E. BERTRAND; P. BERTRAND) (fig. 232).

Le sens de la courbure n'est pas toujours facile à reconnaître. *Botryopteris forensis* REN. (fig. 232, 3), par exemple, semble avoir une courbure de Fougère actuelle, et *Lygodium* (fig. 232, 4) paraît une Inversicaténale. Pour interpréter correctement les figures, il faut établir exactement les correspondances des pôles. Les pôles fondamentaux Δ , dans tous les cas, sont sur la pièce médiane (*A*), et les pôles accessoires sur les arcs récepteurs (*R*).

Dans les quatre figures aussi les pôles accessoires destinés aux sorties se différencient dans une même direction chez *Anachoropteris* et *Botryopteris* d'une part, *Osmunda* et *Lygodium* d'autre part. Le sens de cette différenciation révèle celui de la courbure réelle de l'arc indiqué par les flèches. Dans les I., les pôles fondamentaux sont les pôles les plus proches de l'axe, alors que, dans une Fougère moderne, les pôles fondamentaux sont les pôles les plus éloignés. Les courbures sont donc les mêmes pour chaque groupe de Fougères.

Parmi les autres caractères anatomiques, retenons que toutes les I. sont protostéliques sans formations secondaires, sauf exception (*Grammatopteris*).

Les I. étaient probablement, en majeure partie, dépourvues de limbe. Les pennes primaires étaient insérées isolément, en alternance de part et d'autre du rachis, sauf chez *Tubicaulis*, où les pennes primaires étaient par paires, comme chez les Eptatéridacées.

Elles étaient isosporées.

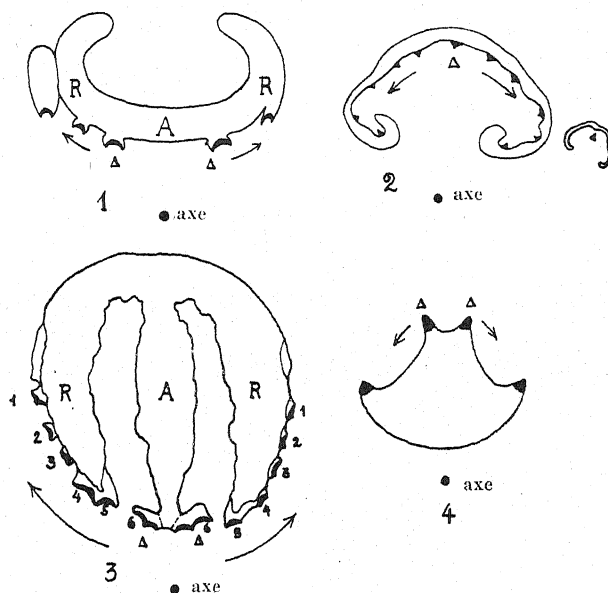


FIG. 232. — 1 : Système vasculaire d'un rachis primaire d'*Anachoropteris Decaisnei* REN. (d'après P. BERTRAND). — 2 : système vasculaire d'un pétiole d'*Osmunda regalis* L. (en partie d'après BERTRAND et CORNAILLE). — 3 : système vasculaire d'un rachis primaire de *Botryopteris forensis* REN. (d'après CORSIN). — 4 : système vasculaire d'un pétiole de *Lygodium japonicum* (d'après PRANTL, pris dans TANSLEY).

FIG. 233.
Botryopteris forensis.
Pinnules du dernier ordre, avec stomates (st) et poils (p).
n : nervure.
l : limbe.
st : stomates.
p : poils
(X 4; d'ap. RENAULT).



Reconnues depuis longtemps, les I. n'ont fait l'objet de recherches détaillées que depuis peu de temps. Nous devons à M. CORSIN (1937)

une très belle monographie de l'ordre. Il comprend trois familles, les Botryoptéridacées (*Botryopteris*), les Anachoroptéridacées (*Anachoropteris*, *Grammatopteris*) et les Tubicaulidacées (*Tubicaulis*).

Botryoptéridacées. — Cette famille vivait du Carbonifère inf. au Permien inf., elle comprend un seul genre, le g. *Botryopteris* REN., avec huit espèces. On pense que certaines espèces étaient épiphytes (*B. antiqua* KIDST.), d'autres des lianes (*B. ramosa* WILLIS.).

Les B. sont des Fougères herbacées, très grêles, à tiges rampantes, ramifiées par dichotomie ou monopodiquement (*B. ramosa*, du Carb. sup.), partant des frondes disposées en ordre spiralé entre lesquelles sortent des racines diarches.

Les frondes sont plusieurs (2-3) fois pennées, ou simples, réduites

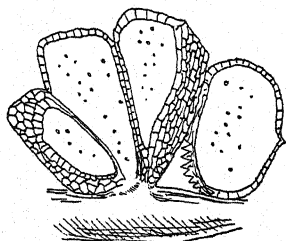


FIG. 234.

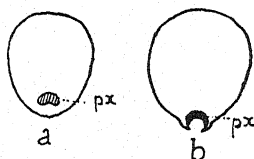


FIG. 235.

FIG. 234. — Spores de Botryoptéridacée (*Botryopteris forensis* REN.) (d'après RENAULT).

FIG. 235. — *Botryopteris antiqua* KIDST.

a : trace du rachis quittant le stipe.

b : trace en plein rachis. — px : protoxylème (d'après M^{lle} BENSON).

au rachis primaire, sans palmure ou, exceptionnellement, avec des pinnules foliacées de dernier ordre (*B. forensis* REN.; fig. 233).

Tiges et rachis primaires sont densément recouverts de poils pluricellulaires équisétiformes.

B. antiqua KIDST. était hétérophylle. Ses stipes portaient alternativement des frondes ramifiées diarches et fertiles, et des frondes simples, monarques, réduites au rachis, stériles, mais pourvues à la base d'une aphyllie vascularisée qui enveloppe le rachis et jouait peut-être le rôle d'accumulateur d'humus (1).

(1) Miss BENSON (New Obs. on *B. antiqua* KIDST., *Ann. of Bot.*, 25, 1911) a émis l'hypothèse que le faisceau de l'aphyllie, laquelle n'existe qu'auprès des frondes monarques, pourrait dériver, lui aussi, d'un corps ligneux diarche, de sorte que les frondes monarques pourvues d'aphyllies seraient anatomiquement homologues des frondes diarches.

Les sporanges, connus avec certitude chez *B. forensis* et *B. antiqua*, étaient fixés par groupes de cinq-six aux pennes du dernier ordre (fig. 234), avec du tissu indusial entre les sporanges (*B. antiqua*), vascularisés, pourvus d'un large et puissant anneau.

Le rhizome a une protostèle pleine, à protoxylème central (*B. antiqua*, *B. cylindrica* WILLs., *B. tridentata* FELIX, *B. ramosa*) ou exarche (*B. forensis*, *B. Fraiponti* LECLQ.), à trachéides réticulés-scalariformes et ponctués-aréolés.

Les rachis des frondes ont un faisceau unique plus ou moins cylindrique (*B. cylindrica*, *B. antiqua*) (fig. 235), ou prismatique aplati et arrondi (*B. minor* CORSIN), ou plus ou moins profondément trifurqué en ω . Chez *B. tridentata*, la stèle est simplement tridentée. Cette tendance s'accroît chez *B. forensis*

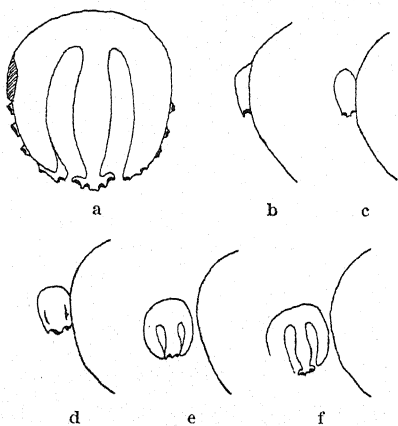


FIG. 236.

FIG. 236. — *Botryopteris forensis* REN.

Trace du rachis (a) et émission de traces secondaires (b-f) (d'après CORSIN).

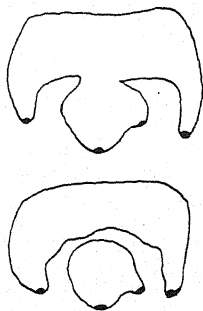


FIG. 237.

FIG. 237. — *Botryopteris Renaulti* E. BERTR. et CORNAILLE montrant la fragmentation du massif ligneux du rachis.

(fig. 236). Chez *B. Renaulti*, elle peut aboutir à la séparation du massif médian de l' ω (fig. 237).

Les rachis des frondes émettent latéralement des pennes. Ces sorties ont toujours lieu sous forme de masses pleines. Chez certaines espèces (*B. cylindrica*, *B. antiqua*), la stèle a, au moment où elle est émise, un pôle nettement interne (fig. 235, a), rappelant la structure du phyllophore, alors que chez d'autres (*B. forensis*) les pôles sont périphériques d'emblée (fig. 236).

Dans les ramifications d'ordre supérieur, on assiste à une réduction générale de la stèle.

Le bois était complètement entouré de liber.

Cette forme en ω renversé paraît être une expression de l'emprise de la structure foliaire dans la fronde de *Botryopteris*. Chez *B. antiqua*, le caractère foliaire de la stèle est relativement peu accusé; mais, dans le rachis de *B. forensis*, le cylindre vasculaire ligneux a été fortement creusé. La stèle

de *B. Renaulti* se fragmente même. Or, ces deux dernières espèces sont stéphanienues; la première est du Carb. inf.

Parallèlement à ces modifications anatomiques, nous assistons à une différenciation du corps végétatif. Les espèces anciennes n'ont pas trace de

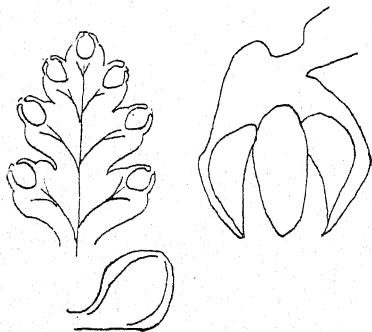




FIG. 238. — Sporangies d'*Anachoropteris pulchra* (= *Chorionopteris gleichenioides*). Foliole et sporangies (d'après KUBART, pris dans HIRMER).

folioles, alors que celles-ci existent dans les espèces du Carbonifère supérieur (*B. forensis*).

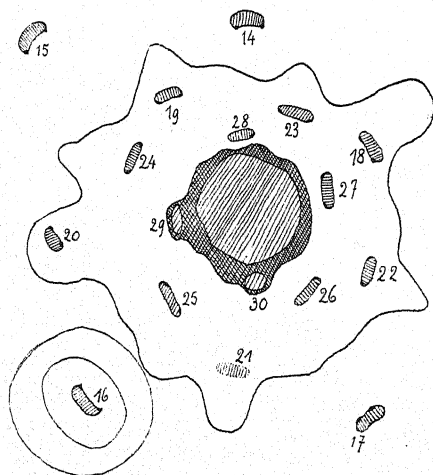
Anachoropteridacées. — Les A. vivaient du Carbonifère inf. au Permien inf. Elles comprennent actuellement deux genres, *Gramma-*

FIG. 239. — Schéma de la partie centrale d'un stipe de *Grammatopteris Rigoloti* (d'après CORSIN).

Les numéros indiquent la succession des frondes sur l'échantillon étudié par M. CORSIN.

-  bois primaire.
-  bois secondaire.
- pôles.

La trace foliaire 16 a été complétée pour montrer la forme du rachis.



topteris et *Anachoropteris*, dont on ne connaît que des fragments (stipes et pétioles pour *G.*, pétioles et sporangies pour *A.*).

Les sporangies, autant qu'ils sont connus, sont des synanges vrais. On a émis l'opinion que *Chorionopteris gleichenioides* CORDA serait le sporangie d'*A. pulchra* (p. 238) (fig. 238).

Les *Anachoropteris* avaient des folioles planes (fig. 238).

Anatomiquement, les A. sont caractérisées par une stèle foliaire d'Inversicaténale très allongée transversalement et plus ou moins recourbée, tapissée de liber sur les deux faces, avec des formations secondaires dans le stipe.

Grammatopteris RENAULT. — Ce genre compte trois espèces : *G. Bertrandi* CORSIN, du Carb. inf. (Viséen), *G. Rigolloti* REN. et *G. Baldaufi* (BECK) HIRMER, du Permien inf.

L'espèce la plus simple est aussi la plus ancienne : *G. Bertrandi*; malheureusement, elle n'est connue que par les rachis principaux des frondes et ceux des pennes du premier degré. Nous avons, par contre, beaucoup plus de détails sur *G. Rigolloti*.

G. Rigolloti (fig. 239) était une petite Fougère arborescente à stipe dressé rappelant celui des Osmondes, recouvert d'un manchon épais formé par les bases pétiolaires disposées suivant l'indice phyllotaxique et par des racines à structure diarche.

Le cylindre central du stipe a un contour ondulé en raison des traces foliaires qui s'y préparent. Le corps ligneux y comprend, au centre, du bois primaire à éléments ponctués, entouré d'une couronne continue de bois secondaire, lui aussi ponctué. On n'y a pas vu de moelle (1).

Le protoxylème est exarche. Lorsque la tige n'émet pas de rameaux, il est uniformément réparti à la surface du bois primaire.

Il ne forme de pointements différenciés qu'au moment de l'émission des sorties. L'écorce montre trois couches; l'interne est sclérifiée.

Les frondes ne sont connues que par la partie inférieure de leur rachis principal fixé au stipe. Elles naissent dans le bois primaire du stipe (fig. 239). La stèle de la fronde se présente, en section transversale, d'abord sous forme d'un massif ligneux sans pôles, circulaire (trace 30), puis ovale (trace 29). Elle quitte la stèle-mère sous une forme plus ou moins rectangulaire avec deux pôles situés aux extrémités de la face qui regarde la stèle-mère; le bois est donc centrifuge et tangentiel (traces 28, 27, etc.).

Lorsque les stèles quittent l'écorce, elles ont une forme légèrement arquée, avec pôles du côté de l'axe sans renflements récepteurs différenciés (traces 14, 15, 16, 17).

Ce faisceau peut être interprété comme un faisceau de fronde de *B. antiqua* étiré transversalement avec dédoublement du pôle.

Gr. Baldaufi avait un stipe semblable à celui de *Gr. Rigolloti*, mais ressemblant encore davantage à celui des Osmondes (2); le bois primaire est très légèrement médullé, et il n'y a pas de formations secondaires. Certains auteurs (SAHNI) croient que la stèle de la tige est une protostèle à pôle central; pour CORSIN, il n'y aurait aucune différence avec *Gr. Rigolloti*.

Quant à *G. Bertrandi* (3), espèce la plus ancienne du genre, elle diffère des précédentes par son faisceau pétiolaire plus trapu, en quelque sorte intermédiaire entre celui de *Botryopteris antiqua* et de *G. Rigolloti*.

(1) Dans les jeunes tiges, il n'y a pas encore de bois secondaire, et le bois primaire possède, au centre, des traces de moelle qu'on n'a pas encore retrouvées dans les tiges plus âgées.

(2) L'indice phyllotaxique (5/13) est même identique à celui des *Thamnopteris*.

(3) On n'en connaît que le rachis des frondes et leurs ramifications de premier et deuxième degré.

Dans l'ensemble, le g. *G.*, par sa trace foliaire en barre, ne diffère de *Botryopteris antiqua* que par le dédoublement du pôle médian adaxial.

Anachoropteris CORDA. — Ce genre, très confus jusqu'à la publication du mémoire de P. CORSIN (1), compte 10-11 espèces qui ont vécu du Westphalien inf. au Permien inf.

Les *A.* étaient des Fougères à frondes souvent très ramifiées (deuxième-cinquième ordre). Les pennes de premier ordre étaient accompagnées de deux aphyllées.

Les sporanges d'*A. pulchra* (*Chorionopteris gleichenioides* KUB.) étaient des synanges 4-sporangés (fig. 238), marginaux-terminaux et repliés sur le limbe. Ils semblent avoir été inclus dans une paroi cel-

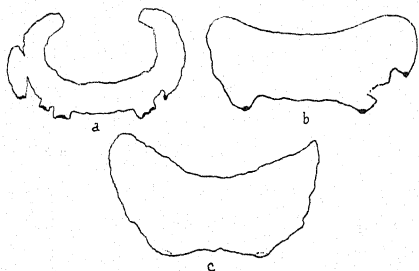


FIG. 240.
Faisceaux des frondes
d'*Anachoropteris*.

a : *A. robusta* CORSIN.
b : *A. Gilloti* CORSIN.
c : *A. radnicensis* CORDA
(d'après CORSIN,
lég. retouché).

lulaire commune et s'être ouverts comme les valves d'une capsule.

On ne connaît pas le stipe de ces Fougères.

Anatomiquement, le rachis de la fronde est caractérisé par des traces foliaires en C couché, à convexité tournée contre l'axe. Les émissions ont lieu latéralement et plus ou moins parallèlement au faisceau émetteur.

P. CORSIN, dont nous suivons ici la classification, distingue trois groupes parmi les *A.* :

1° Le groupe d'*A. robusta* CORSIN (*A. Decaisnei* P. BERTRAND, non REN.), autour duquel se groupent *A. Pauteti* CORSIN, *A. circularis* CORSIN, *A. Gilloti* CORSIN et *A. radnicensis* CORDA (fig. 240).

La structure vasculaire est en C couché plus ou moins recourbé, à bord plus ou moins ondulé et de largeur très uniforme. Les sorties ont lieu sous forme de masses de bois pleines, à pôle antérieur.

La section du rachis est ovale, plus ou moins rectangulaire avec ou sans sillon sur la face adaxiale.

2° Le groupe d'*A. involuta*, avec *A. gigas* CORSIN, *A. pulchra* CORDA et *A. ovata* CORSIN, caractérisés par le rachis de fronde à contour trapézoïde, avec un sillon du côté adaxial.

Le faisceau est grêle, en C couché, avec deux branches fortement recourbées-enroulées (fig. 241). Les racines des deux arcs sont elles-mêmes plus ou moins concaves. Les deux pôles fondamentaux sont les deux pointements internes de ces petits golfes (fig. 241, a).

(1) On trouvera, pages 85-88 du mémoire de CORSIN, la synonymie complexe de ce genre.

Les traces émises par les rachis se détachent sous forme de boucles (*A. pulchra*, *A. ovata*) ou d'anneaux ouverts du côté postérieur (*A. involuta*, *A. gigas*) (fig. 241).

Les sorties des pétioles secondaires et tertiaires sont annulaires, et celles du quatrième degré, lorsqu'il y en a, pleines.

3° Le groupe de *A. Williamsoni* KOORM., limité à cette espèce, a des arcs de rachis principaux moins enroulés que dans le groupe précédent et des émissions sous forme de masses pleines (fig. 242), mais après une ébauche de boucle.

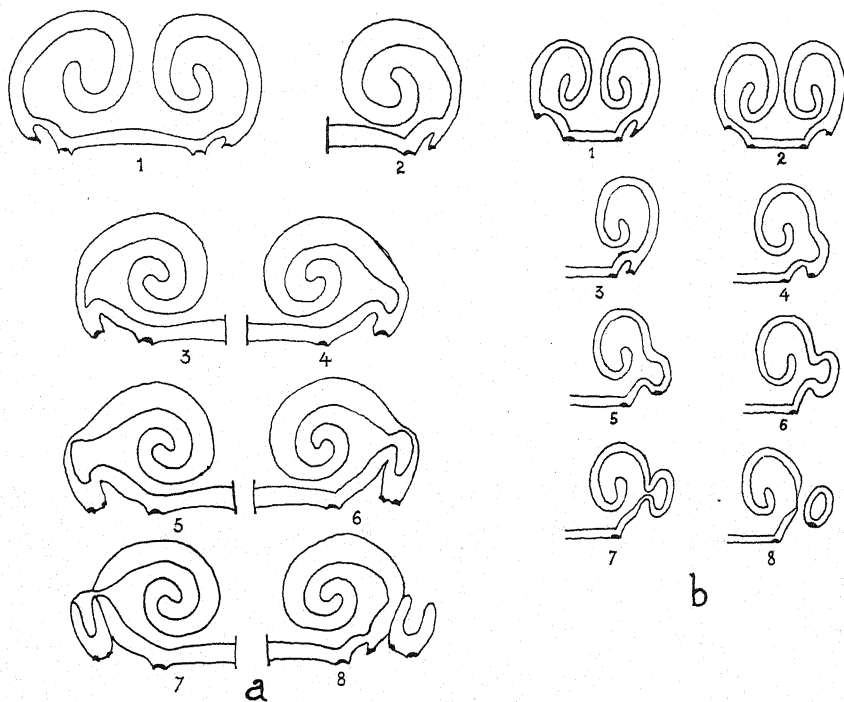


FIG. 241. — Emission
des traces vasculaires par les rachis d'*Anachoropteris involuta* (a).
b : d'*A. pulchra* CORDA (pris dans CORSIN).

✱

La comparaison de ces diverses espèces d'*A.* montre une tendance très nette vers une complication anatomique. Les formes à arcs peu recourbés et à émissions pleines ou en boucles sont les plus primitives et aussi les plus anciennes. Les espèces les plus récentes ont des arcs très recourbés et des émissions ouvertes.

La succession de ces diverses espèces dans le temps nous conduit à admettre deux lignées (CORSIN), l'une comprenant les espèces à

stèle du rachis relativement peu recourbée (*A. radnicensis*, etc.), à émissions pleines ; l'autre les espèces à stèle fortement recourbée avec émissions d'abord pleines (*A. Williamsoni*, etc...) (fig. 242), puis en anneau (*A. pulchra*) (fig. 241, b), puis en boucle ouverte (*A. involuta*) (fig. 241, a) (voir p. 241).

Tubicaulidacées. — Les T. ne comprennent qu'un seul genre, le g. *Tubicaulis* COTTA (fig. 243) (4 espèces du Westphalien inf. au Permien inf.), qui a été souvent réuni aux Anachoropteridacées à cause de la courbure de son arc ; mais il en diffère par la ramification du

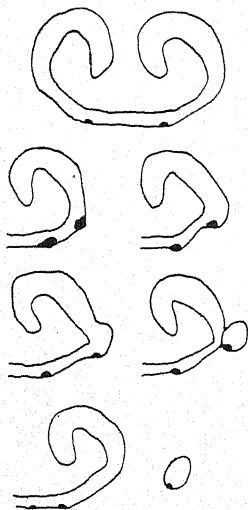


FIG. 242.



FIG. 243.

FIG. 242. — Emission de traces vasculaires par la fronde d'*Anachoropteris Williamsoni* KOOPMAN (d'après CORSIN).

FIG. 243. — Trace d'un rachis de *Tubicaulis solenites* montrant ses émissions (d'après P. BERTRAND).

rachis principal de la fronde, comportant des pennes primaires par paires, comme les Etaptéridacées (Zygoptéridales), et par la position initiale des pôles fondamentaux qui sont latéraux chez les T., alors qu'ils sont adaxiaux chez *Anachoropteris*.

Les T. étaient des Fougères à stipe d'Osmonde avec un manteau très épais de bases de pétioles pouvant lui donner un diamètre total de 20 cm. La tige était protostélisque exarche.

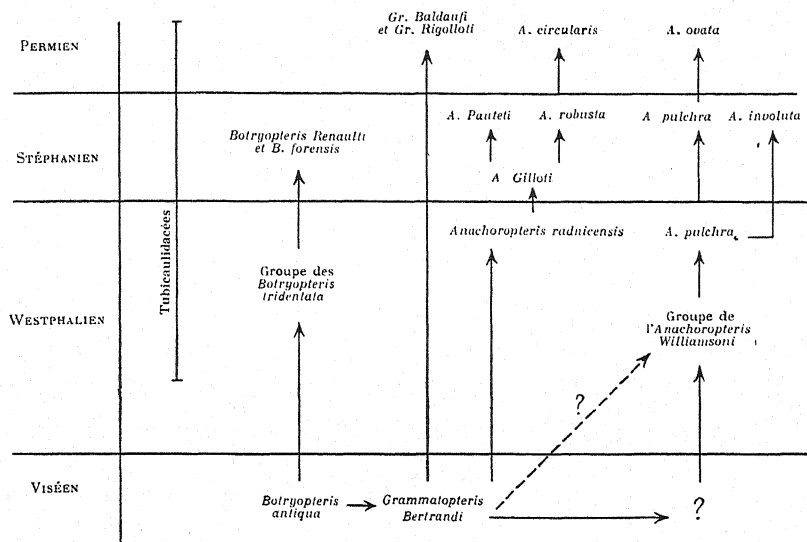
REMARQUES SUR LES INVERSICATÉNALES

Les faits que nous venons d'exposer ont permis à CORSIN de se rendre compte de la phylogénie probable des I. C'est le tableau de cet auteur que nous reproduisons page 241 ; nous ne lui avons apporté que des retouches insignifiantes.

Les rapports entre Botryopteridacées et les Anachoropteridacées paraissent clairs. Les Botryopteridacées sont les Inversicaténales les plus archaïques. Le rachis de *B. antiqua*, en particulier, lorsqu'il est émis, est presque un phyllophore ; il suffirait que le protoxylème fût central, pour qu'il fût axe.

Les Anachoropteridacées ont dû se détacher très tôt des Botryopteridacées et se développent en donnant naissance aux lignées que nous avons signalées page 238.

PHYLOGÉNIE DES INVERSICATÉNALES (d'après CORSIN).



En ce qui concerne les Tubicaulidacées, leurs affinités sont avec les Etippteridacées, comme l'a déjà montré P. BERTRAND. On peut les considérer comme un rameau parallèle aux Etippteridacées ayant évolué plus rapidement, ce qui a déterminé son caractère d'I. Les Tubicaulidacées sont un groupe intermédiaire entre les Phyllophorales et les Inversicaténales.

Les parentés présumées des I. sont indiquées dans le schéma ci-dessus.

Dans l'ensemble, les I. sont, comme les Osmondales, issues des Phyllophorales monostéliques, mais nous ne connaissons pas chez les I. de type homologue de *Thamnopteris*. Les frondes, dès leur émission, sont entièrement foliaires.

Les arcs foliaires issus des phyllophores, en se recourbant contre l'axe, ont donné les Osmondales et, en lui tournant le dos, les I.

Marattiales.

Les M. sont des Fougères polystéliques eusporangiées avec des sporanges groupés en synanges.

Le point végétatif est commandé par un massif de cellules apicales, comme celui des végétaux vasculaires les plus anciens (Rhyniales) (1).

Les frondes sont souvent accompagnées de puissantes aphyllées qui recouvrent la jeune crosse foliaire.

Les sporanges, à parois épaisses, habituellement sans anneau, s'ouvrent par leur face interne ou par leur sommet.

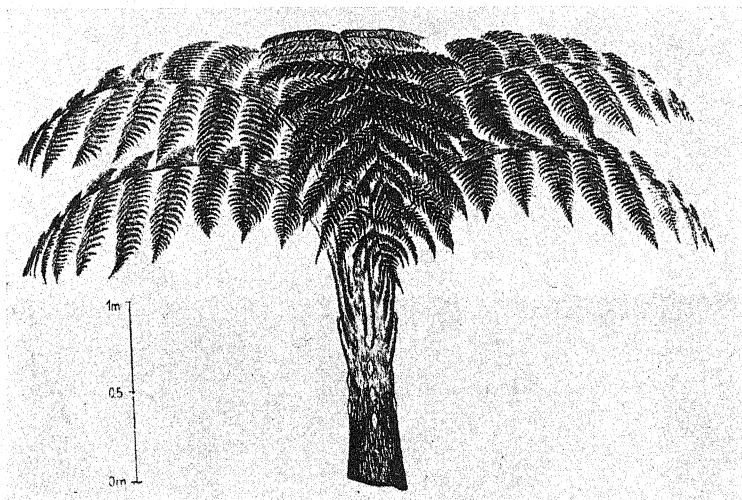


FIG. 244. — Exemple d'un *Psaronius* tétrastrique.
Reconstitution (d'après HIRMER).

L'embryon, chez les espèces actuelles, est endoscopique (2), enfermé dans un prothalle assez longuement persistant qu'il doit percer, comme un embryon de Phanérogame doit sortir de la graine.

L'ordre des Marattiales se compose d'une seule famille, les Marattiacées, cantonnées aujourd'hui surtout en Malaisie et représentées par 7 genres (120 espèces) vivants.

Les M. fossiles sont encore mal connues. Beaucoup de Fougères étaient des végétaux de grande taille ; leurs restes morcelés sont dif-

(1) Dans les jeunes feuilles de *Marattia*, il y a cependant une seule cellule apicale, pyramidale, comme chez les Leptosporangiées.

(2) C'est-à-dire à sommet situé au pôle opposé à celui qui est contre le col de l'archégone.

ficiles à raccorder. La distinction entre M. et Ptéridospermées n'est pas toujours facile. Nous nous limitons, ici, aux Marattiacées authentiques.

Les M. ont fait leur apparition au Carbonifère inf. (*Asterotheca esnostensis* REN.). Elles sont sans doute plus anciennes.

Marattiacées à structure conservée. — *Psaronius* COTTA. — On réunit sous ce nom des stipes dressés de M. arborescentes à structure conservée. Les frondes et les fructifications appartenant à ces troncs ont été décrits sous des noms divers (p. 245).

Les P. sont particulièrement abondants au Permien inf. On en a

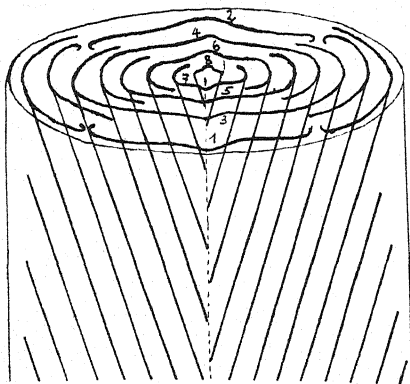


FIG. 245.

FIG. 245. — *Psaronius Ungerii* CORDA, du Perm. inf. Ex. de P. verticillé simple (pris dans HIRMER).

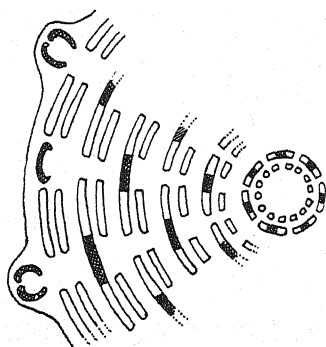


FIG. 246.

FIG. 246. — Fragment de stèle de *Psaronius infractus*. Ex. de P. verticillé (schématisé; d'après HIRMER). Les segments foliaires sont quadrillés.

trouvé dès le Westphalien (*P. Renaulti* WILL.); l'espèce certaine la plus récente est *P. triasticus* FRENTZEN, du grès bigarré de Bade.

Les P. sont des stipes de Fougères géantes dépassant parfois 10 m. de hauteur (fig. 244), relativement grêles, car elles n'avaient pas de formations secondaires. Elles étaient soutenues par la polystélie de leur appareil vasculaire et des bandes de sclérenchyme qui « lardaient » le parenchyme (1).

Le stipe était entouré d'un manchon de pétioles, comme le sont les troncs de Palmiers. Le pied était renforcé par une épaisse couche de racines interpétiolaires.

(1) Parmi les M. actuelles, *Angiopteris evecta* est l'espèce dont la structure rappelle le plus les P. fossiles.

Les frondes étaient disposées suivant un ordre varié, d'après lequel on a distingué les *P.* à frondes distiques, les *P.* à frondes verticillées (à verticilles di- tri- ou polymères) et les *P.* spirals. Les formes les plus anciennes paraissent avoir possédé des frondes en spires lâches.

L'anatomie reflète ces divers dispositifs; d'une manière générale, elle comporte un parenchyme fondamental avec canaux gommeux, dans lequel il y a un certain nombre de stèles rubanées et des arcs de sclérenchyme.

En coupe longitudinale, on voit que les stèles sont disposées obliquement et parallèlement et qu'elles sont emboîtées en alternance (fig. 245) (1).

La figure 245 représente un type distique, le plus simple. Les faisceaux des frondes se forment ici, par division en trois morceaux de la stèle rubanée, le morceau médian seul passant dans la fronde; les deux latéraux finissent en cul-de-sac. Entre les cordons vasculaires participant directement à l'émission des cordons foliaires, on en voit souvent, intercalés, qui n'ont aucun rôle dans ces phénomènes (par ex., chez *P. Unger* CORDA, du Permien inf.).

Chez les *P.* à verticilles polymères ou spirals, les phénomènes sont les mêmes, mais plus complexes dans le détail.

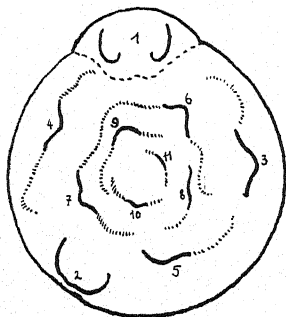


FIG. 247.

FIG. 247. — *Psaronius Demolei* REN., du Permien. Ex. de *P.* spirals.

En plein, les parties vasculaires qui vont dans les frondes (pris dans HIRMER).

FIG. 248. — *Alsophila excelsa*. Section longitudinale schématisée d'une plantule montrant la dissociation de la protostèle basale (d'après GWYNNE-VAUGHAN, pris dans TANSLEY).



FIG. 248.

Ainsi dans les *P.* à verticilles foliaires 5-7 mères (*P. infarctus* UNGER), du Permien inf., les traces foliaires naissent comme précédemment, aux dépens de la partie médiane des stèles caulinaires, mais les deux ailes continuent un certain temps leur course dans le stipe après que la pièce médiane foliaire s'est détachée et il y a, de plus, un clivage radial des ailes des stèles rubanées, ce qui complique la figure anatomique (fig. 246).

Chez les *P.* spirals, les cordons de la stèle sont ondulés (fig. 247) et les traces foliaires se détachent suivant l'angle de divergence; les ailes de la stèle-mère foliaire se perdent dans les tissus après avoir émis le cordon de la fronde.

Ces structures complexes ne sont pas primitives. L'espèce de *P.* la plus ancienne (*P. Renaulti* WILLS., du Carbonifère moyen) a un stipe avec une solénostèle à moelle interrompue par des brèches foliaires. On peut penser que les premières Marattiales avaient une structure anatomique encore plus simple, car la plantule d'*Alsophila excelsa*, M. actuelle, parcourt dans son jeune âge toutes les étapes entre la protostélie et la polystélie (fig. 248).

(1) Bien des détails sur la course de ces stèles sont encore inconnus.

En ce qui concerne le manchon de racines qui entoure la base des stipes, il est formé de deux couches, l'une externe, formée de racines libres, l'autre interne, constituée par des racines noyées dans une sorte de faux tissu résultant d'un enchevêtrement extrêmement dense de poils pluricellulaires, et créant une véritable continuité histologique et physiologique entre l'écorce de la tige et le manteau radriculaire.

Les racines sont elles-mêmes d'origine intracorticale (STENZEL, SAHNI). Elles sont polyarches (5-9-arches), comme celles des M. actuelles.

*
**

Les M. montrent à quel degré l'emprise foliaire peut se manifester dans la structure anatomique. Chez *P. Renaulti*, la structure foliaire descend jusqu'au bas de la fronde en déterminant une brèche foliaire dans la couronne siphonostélisque. Chez les espèces plus récentes, la structure foliaire progresse davantage encore, de sorte que la siphonostèle est remplacée par les cordons foliaires rubanés et que la stèle du stipe est exclusivement édifiée par des cordons foliaires (1).

Les Marattiales dérivent vraisemblablement de Fougères monostéliques et même protostéliques à pôle central, voisines de celles qui ont engendré les Botryopteridacées.

Tietea SOLMS. — Ce genre Permo-Carbonifère n'est pas encore bien connu. Nous le classons au voisinage des *Psaronius*, en raison des analogies anatomiques et externes entre ces deux genres.

Marattiacées à structure non conservée. — Les Fougères attribuées aux M., mais dont la structure n'est pas conservée, ont reçu le nom de *Megaphyton* ARTIS, lorsque les frondes étaient distiques ; *Caulopteris* LINDL et HUTT. désigne des M. à frondes verticillées ou spiralées. Des frondes feuillées que l'on peut attribuer avec certitude à des M. sont connues sous les noms de *Asterotheca* PRESL., *Pecopteris*, *Scolecopteris* ZENKER, *Acithea* SCHIMP., *Ptychocarpus* WEISS, *Danaeites* GOËPP. *Marattiopsis* SCHIMP. et *Danaeopsis* HEER, *Sphenopteris* BRONGT., etc...

On classe aussi parmi les M. le genre artificiel *Aphlebia*, dans lequel on réunit les restes aphyllés supposés avoir appartenu aux M.

Nous dirons ici quelques mots seulement des frondes fructifères.

Asterotheca PRESL. — La position systématique de ce genre a été controversée. P. BERTRAND a montré qu'il appartient aux M. et que beaucoup de

(1) Le stipe de ces Marattiacées récentes est ainsi tout à fait comparable à la tige des Angiospermes actuelles, dont l'appareil vasculaire est exclusivement composé des apports foliaires au point de ne plus paraître, anatomiquement, un organe autonome. L'étude des Fougères fossiles montre comment cette disposition très évoluée s'est réalisée, peu à peu, à partir du télome primitif des Psilophytinées aphyllés.

Pecopteris (ceux du groupe *Milioni-abbreviata-oreopteridia*) sont des frondes stériles dont les *Acitheca* représentent les feuilles fertiles.

Les frondes d'A. (Carbonifère sup. - Keuper) ont des pennes pécoptéridiennes (fig. 249). Elles représentent des parties fertiles de *Psaronius*, *Megaphyton* et *Caulopteris*. Les synanges formés de 4-5 sporanges lâchement unis sont disposés de part et d'autre de la nervure médiane de la penne ultime. Les sporanges sont allongés, aigus, sans anneau, à déhiscence

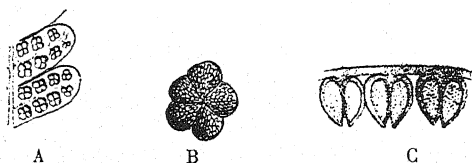


FIG. 249. — *Asterothea Milioni* ARTIS, du Westphalien.

A : pennes à synanges.
B : un synange vu de face.
C : synange vu de profil
(pris dans ZEILLER).

du côté interne. Ils ressemblent à ceux d'*Acitheca* (fig. 250). RENAULT a décrit un *Pecopteris esnostensis* qui ressemble aussi à un A.

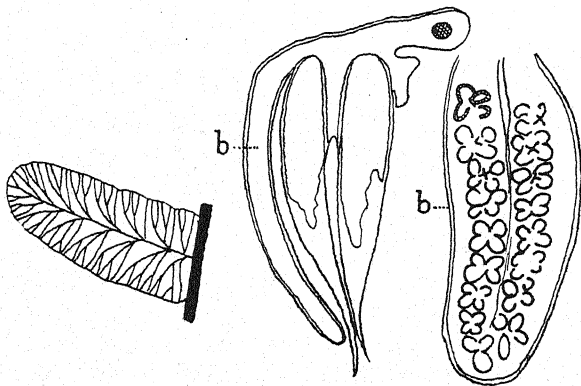
Acitheca SCHIMPER. — Les A. sont des frondes du Carbonifère sup. — Permien inf. Elles ont des pennes péroptéridiennes, mais légèrement rétrécies à la base (fig. 250). Les synanges sont lâchement unis, protégés par le débordement du limbe. Ils ressemblent à ceux d'*Asterothea*.

A. *polymorpha* BRONGT. = *Scoleopteris polymorpha* REN.

FIG. 250.

Acitheca
(*Pecopteris*)
polymorpha
BRONGT.,
du Carb. sup.

b : bord de la penne.
A gauche : penne de dernier ordre ; au milieu : un synange ; à droite : une penne couverte de nombreux synanges (pris dans HIRMER).



Ptychocarpus WEISS. — Ce genre (une espèce, *P. unita* Brongt., du Carb. sup. au Permien inf.) a des frondes dont les pennes de dernier ordre sont confluentes. L'appareil sporifère est formé de synanges de 6-8 sporanges fortement unis (fig. 251) et probablement poricides.

Danaeites GOPPERT. — Genre du Carbonifère sup. à grandes frondes 3-pennées et synanges en arête de poisson (fig. 252).

Marattiopsis SCHIMPER - (incl. *Danaeopsis* HEER, *Pseudodanaeopsis* FONTAINE). — Ces Fougères sont mésozoïques. Leurs noms rappellent ceux des

genres vivants dont elles sont les ancêtres : *Marattia*, *Danaea*. HALLE a créé le g. *Protoblechnum* pour *D. Hughesi* (= *Glenopteris* WHITE). Selon SEWARD, cette plante triasique est une Ptéridospermée.

Ophioglossales.

L'ordre des O. comprend une famille avec trois genres : *Ophioglossum* L., *Botrychium* Sw. (fig. 253) et *Helminthostachys* KAULF.

Seul, *Ophioglossum* est connu à l'état fossile. RENAULT a décrit

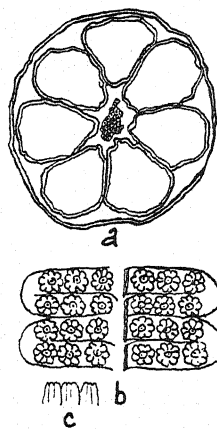


FIG. 251.

FIG. 251. — *Ptychocarpus unitus* BRONGT., du Carb. sup.

a : coupe d'un synange.
b : pennes avec synanges.
c : synanges vus de profil (pris dans HIRMER).

FIG. 252. — *Danaeites sarepontanus* STUR., du Carb. sup.

Penne avec synanges.

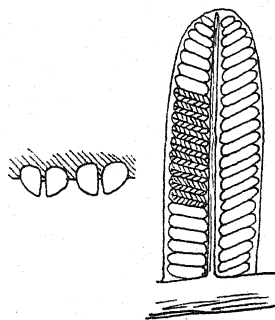


FIG. 252.

Ophioglossites antiqua, mais l'attribution générique de ce genre n'est pas certaine. *Ophioglossum eocaenium* MASSOL. paraît voisin d'*O. lusitanicum* actuel.

Les O. sont certainement des végétaux extrêmement anciens comme le prouve leur ramification souvent dichotomique, la situation terminale et la vascularisation des sporanges, la nature eusporangiée, le mode d'ouverture des sporanges, etc...

La tige souterraine (*Botrychium*) est au début protostélisque, à protoxylème central, puis devient siphonostélisque. Elle a des formations secondaires. L'anneau libéro-ligneux est rompu par les émissions foliaires, et les brèches sont tellement grandes que le rhizome paraît formé de la conrescence des bases persistantes des frondes emboîtées les unes dans les autres (fig. 254). Or, il y a là un véritable axe émettant tous les ans un appareil aérien composé de deux parties homologues, l'une fertile, l'autre stérile (fig. 255). Le plan de bifurcation de la fronde est perpendiculaire à celui du rhizome.

Nous pouvons interpréter la partie aérienne soit comme une paire de frondes ou comme une paire de pennes primaires, conrescentes sur un grand parcours, libres au sommet, l'une étant fertile, l'autre stérile, ce qui rapproche les O. des Zygotéridales.

WALTON a décrit de superbes empreintes de *Rhacopteris* (Carb. inf.) qui ressemblent beaucoup à des *Botrychium* (voir encore p. 257).

Les O. peuvent être considérées comme les derniers descendants des Zygoptéridales. Elles sont aujourd'hui isolées dans le monde.

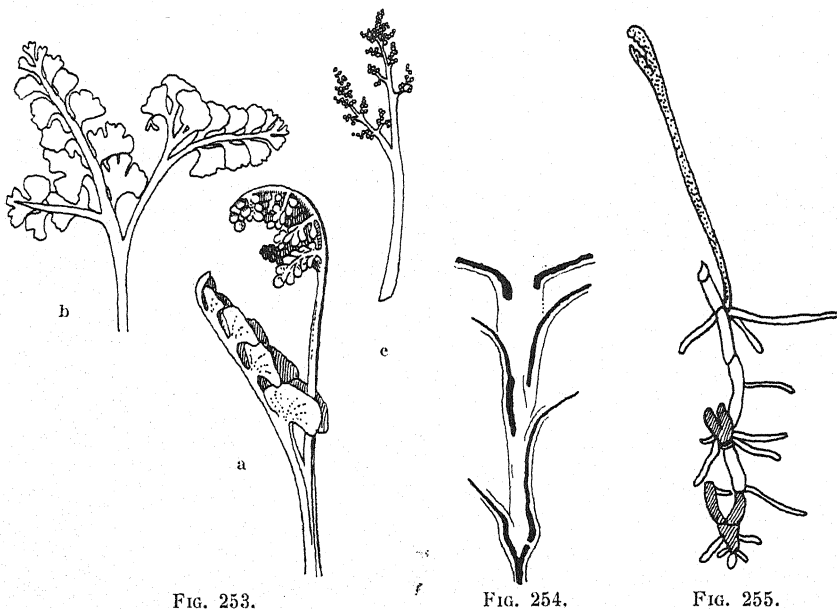


FIG. 253. — *Botrychium Lunaria*.

a : fronde normale. — b : fronde entièrement stérile.
c : fronde entièrement fertile montrant l'homologie des différentes parties
(d'après TROLL).

FIG. 254. — Figure montrant la succession des frondes de *Botrychium* sur un stipe (pris dans ZIMMERMANN).

FIG. 255. — Ramification du rhizome et de la fronde de *Botrychium matricariaefolium*.

En hachures : les dichotomies du rhizome. — En pointillé : la fronde.
Les plans de division du rhizome et de la fronde sont perpendiculaires.
(d'après VELENOWSKY).

b. — LEPTOSPORANGIÉES

Ce grand groupe comprend les Filicales et Salviniales.

Les Fougères leptosporangiées ont des points végétatifs commandés par une grande cellule apicale. Le sporange naît d'une seule cellule épidermique et a une paroi très mince.

Dans les formes archaïques, tous les sporanges d'un sore se développent

simultanément (*Dipteris*), alors que, dans les types modernes, le développement s'échelonne dans le temps (BOWER).

Les familles anciennes, telles les Gleichéniacées, Hyménophyllacées, ont encore des protostèles. Beaucoup de Fougères leptosporangiées ont, dans leur jeunesse, une structure protostélisque remplacée ensuite par une siphonostèle ou une structure polystélisque plus ou moins complexe.

La fronde est entièrement foliacée, plus ou moins découpée, rarement dichotome dans les genres vivants; mais la dichotomie survit dans leurs plantules et se manifeste parfois dans la nervation (fig. 256). Les Fougères mésozoïques étaient fréquemment dichotomes.

Toutes les Fougères leptosporangiées actuelles sont homosporées, sauf les Salviniales et les Marsiliacées. Mais il est intéressant de constater que certains genres : *Platyzoma* (Gleichéniacées) et *Notochlaena* (Polypodiacées)

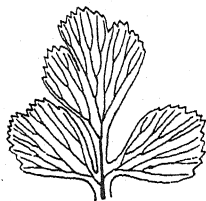


FIG. 256. — Folioles primaires d'*Aneimia adiantifolia* montrant la dichotomie primitive (BOWER).

(fig. 194) montrent une tendance vers l'hétérosporie morphologique. Est-ce une survivance, car il existait des types hétérosporés, ou un début de différenciation ?

Les Fougères leptosporangiées constituent un monde. La famille des Polypodiacées compte, à elle seule, plusieurs milliers d'espèces. Elles sont actuellement en plein développement. Leur intérêt paléobotanique, malgré ce nombre, n'est pas proportionné avec la place que ces végétaux occupent dans le monde végétal actuel. Elles ont probablement une origine très voisine de celle des Osmondales et des Marattiales.

Filicales.

Schizéacées. — Les Sch. sont actuellement largement répandues dans les régions intertropicales du globe. On en connaît environ 120 espèces vivantes.

Les Sch. sont, comme les Osmondes, intermédiaires entre les leptosporangiées et les eusporangiées; elles ont des sporanges presque toujours solitaires et ornés d'un anneau plus ou moins apical caractéristique.

Anatomiquement, elles offrent des caractères qui rappellent des Inversicaténales, mais la situation des pôles est celle de toutes les Fougères actuelles.

Les Sch. remontent jusqu'au Paléozoïque. On ne connaît avec certitude aucune *Schizaea* fossile, mais *Schizaeopsis expansa* FONTAINE, du

Crétacé inférieur, ressemble beaucoup à *Schizaea elegans* SM. ; malheureusement, on n'en connaît pas les sporanges.

M. P. BERTRAND a montré que les vrais *Pecopteris* du groupe *plumosa-dentata-pennaeformis* sont des Sch.. Les sporanges ont été décrits sous le nom de *Senftenbergia* CORDA (Carbonifère sup.).

Dactylothea ZEILLER (Carb. sup.) est aussi une Sch.

Le g. *Klukia* (fig. 257) (Rhétien-Lias) ressemble au *Senftenbergia*. NORIMBERGIA GOTHAN désigne une petite Fougère rhétienne. Le g. *Lygodium* est connu depuis le Sénonien ; il a été trouvé près d'Aix-la-Chapelle et dans le Miocène de Suisse. *L. Kaulfussi* HEER, du Miocène, rappelle beaucoup *L. palmatum* Sw. actuel.

Le g. *Tempskya* CORDA (Crétacé inf.) est peut-être aussi une Sch.

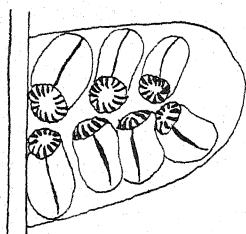


FIG. 257.

FIG. 257. — *Klukia exilis* PHILL., du Jurassique ($\times 16$; d'après RACIBORSKI).

FIG. 258. — Spore de *Gleichenia* (d'après WAR-MING).

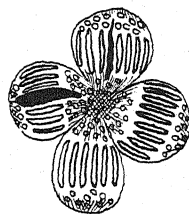


FIG. 258.

Marsiliacées. — Ce petit groupe de Filicales aquatiques hétérospores, qui comprend actuellement trois genres (*Marsilia* L., *Pilularia* L., *Regnellidium* LINDMANN), n'est pas connu avec certitude à l'état fossile. *Hydropterangium marsilioides* HALLE, du Rhétien-Lias, rappelle les *Marsilia*, mais ce dernier fossile, selon THOMAS, est sans doute une Caytoniale (voir p. 304).

Gleichéniacées. — Cette famille intertropicale compte aujourd'hui 80 espèces réparties en trois genres, dont deux sont monotypes. Le g. *Gleichenia* est le plus nombreux.

Les Gleichéniacées ont des sporanges pourvus d'un anneau équatorial et à déhiscence longitudinale, sans indusie (fig. 258). Beaucoup de Gleichéniacées sont des lianes.

La ramification de ces Fougères est monopodique, mais elle paraît dichotome, parce que la fronde n'a qu'une paire de pennes par avortement du point végétatif. Certaines Gleichéniacées (*Platyzoma*) montrent le dimorphisme de spores déjà signalé (fig. 194). Anatomiquement, ces Fougères sont protostéliques mésarches.

Les Gleichéniacées existaient déjà au Carbonifère sup. (g. *Oligocarpia* [*O. vera* DARRAH]).

O. vera a un anneau équatorial unisériel comme les Gleichéniacées

actuelles, alors que les autres espèces de Gleichéniacées fossiles ont des anneaux bisériés (1).

Le g. *Gleichenites* GOËPP. est inséparable du g. *Gleichenia* SM. actuel; il date du Trias.

Matoniacées. — Ces Fougères ont des sporanges insérés sur une petite colonne indusiale et pourvus d'un anneau complet oblique. Le rhizome est dichotome; la fronde a une ramification particulière rappelant un sympode, mais est typiquement monopodique (fig. 259). La structure anatomique est très compliquée (stèles polycycliques).

Cette famille ne comprend actuellement que deux genres : *Matonia* R. BROWN (2 esp.; Iles de la Sonde) et *Phanerosorus* CAPELAND (1 esp. à Bornéo).

On connaît, par contre, quatre genres fossiles du Rhétien au Cénomaniens :

Le g. *Phlebopteris* BRONGT. = *Laccopteris* PRESL. (Rhétien - Crétacé inf.). Sa fronde ressemble beaucoup à celle de *Matonia pectinata* actuel. Pas d'indusie.

Le g. *Matonidium* SCHENK. : deux espèces dans les dépôts liasiques et cénomaniens d'Europe. Selon CHRIST, *Matonidium Wiesneri* KRASSER, du Cénomaniens, est identique à *Matonia pectinata* R. B. vivant (2).

Hyménophyllacées. — Les Hyménophyllacées sont des Fougères à sporanges en sores marginaux ramifiés (fig. 260) munis d'un anneau équatorial complet, transversal ou oblique. Leur structure anatomique est primitive (protostèle).

La famille comporte environ 200 espèces distribuées en 2 genres. Elle est surtout intertropicale montagnarde.

On ne connaît pas d'Hyménophyllacées fossiles indubitables, mais le g. *Hymenophyllites* GOËPP., du Carbonifère sup., ressemble beaucoup aux *Hymenophyllum* actuels.

Ces Fougères sont certainement très anciennes, ce dont témoigne leur structure anatomique, la situation des sporanges rappelant un dispositif très archaïque, ainsi que certaines formes (fig. 260, 261).

Loxsomacées. — Cette petite famille de 2 genres, comprenant en tout 4 espèces (1 en Nouvelle-Zélande, 3 en Amérique du Sud), est connue depuis le Jurassique sous la forme de *Stachypteris Hallei* THOMAS.

Les Loxsomacées sont des Hyménophyllacées à colonne-sporangiophore dépassant les sporanges (fig. 262).

Cyathéacées (incl. Dicksoniacées). — Les Cyathéacées sont des Fougères arborescentes presque exclusivement intertropicales. Les sporanges,

(1) Cette Fougère n'est peut-être pas une G.

(2) HIRMER et HÖRHAMMER ont créé pour *M. Wiesneri* le genre *Matoniella*. Le 4^e genre fossile est *Selenocarpus* SCHENK.

pourvus d'un anneau oblique complet, sont situés aux extrémités des nervures et protégés par une indusie bivalve, ou aux bifurcations des nervures, avec

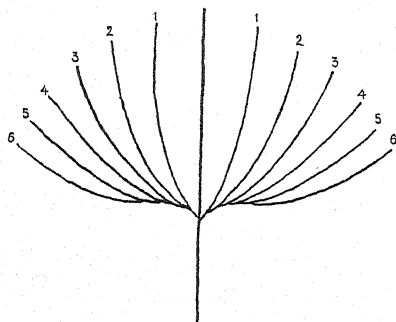


FIG. 259.

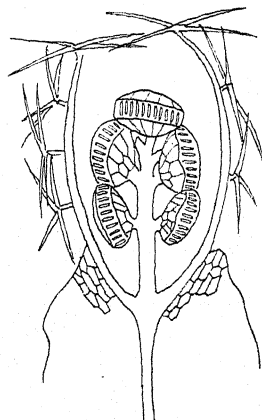


FIG. 260.

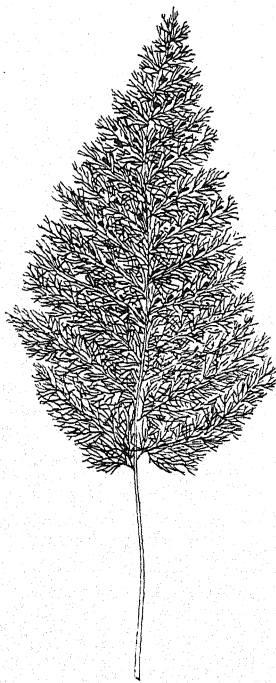


FIG. 261.

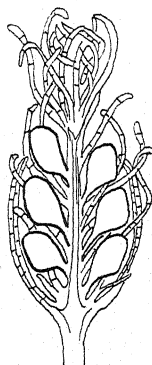


FIG. 262.

FIG. 259. — Ramification de la fronde des Matoniacées (d'après HIRMER).

FIG. 260. — Sore de *Hymenophyllum fusugasugense* KARST. (d'après KARSTEN).

FIG. 261. — Fronde de *Trichomanes longisetum* (pétiole incomplet) (d'ap. TROLL).

FIG. 262. — Sporangies de *Loxosoma Cunninghami* R. BR. (d'après DIELS.).

ou sans indusie. La famille compte environ 600 espèces distribuées dans une quinzaine de genres.

Selon HIRMER, les Cyathéacées ne sont pas connues avec certitude à l'état fossile ; mais, selon CHRIST, le g. *Thyrsopteris* KUNZE, représenté aujourd'hui par une seule espèce habitant l'île Juan-Fernandez (*Thyrsopteris elegans* KUNZE), existait déjà au Jurassique.

On rapporte généralement aux Cyathéacées les genres suivants : *Coniopteris* BRONGT., très voisin du g. *Thyrsopteris* actuel.

Eboracia THOMAS, voisin des *Dicksonia* actuels, du Jurassique.

Weichselia STIELER : *W. reticulata* STOKES et WEBB., très répandu au Crétacé. Le stipe en serait *Paradoxopteris Stromeri* (voir p. 231).

Alsophilites HIRMER, du Jurassique, est peut-être l'ancêtre des *Alsophila* actuels.

Les stipes fossiles appelés *Protopteris* CORDA (Crétacé-Tertiaire),

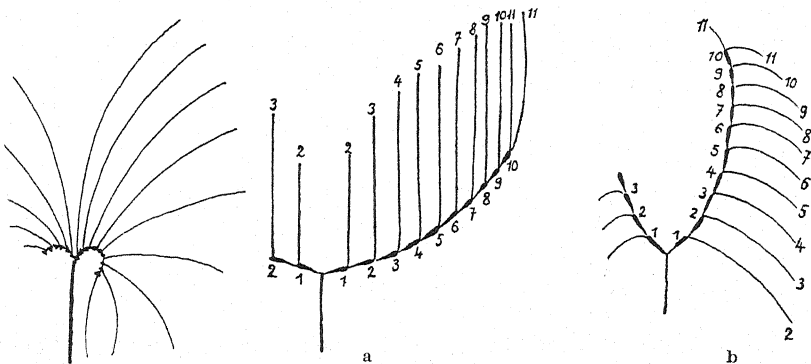


FIG. 263.

FIG. 264.

FIG. 263. — Schéma de la ramification d'une fronde de *Clathropteris* (d'après HIRMER).

FIG. 264. — Schéma de la ramification de *Dictyophyllum* LINDL. et HUTTON.
a : ramification théorique.

b : ramification réelle, après la torsion (d'après HIRMER).

Rhizodendron STENZEL (Turonien), sont également attribués à des Dicksoniacées.

Diptéridacées. — Cette famille ne comprend plus aujourd'hui qu'un genre de 4 espèces (*Dipteris*) localisées en Malaisie. Elle était, au Mésozoïque, très répandue. On peut la suivre jusque dans le Keuper.

Les Diptéridacées sont des Fougères à rhizomes et frondes dichotomes ou sympodiques-dichotomes. Le g. *Dipteris* actuel est une des rares Fougères qui ait conservé la dichotomie pure de ses frondes. Les sporanges sont dispersés irrégulièrement en paquets ; l'anneau est très oblique.

La famille se décompose en deux sous-familles : les Diptéridées et les Camptoptéridées, cette dernière entièrement fossile.

Diptéridées : le g. vivant *Dipteris* REINW. ressemble à *Podoloma polypodioides* GARD. et ETTINGH., de l'Eocène. Le genre fossile le plus important est *Hausmannia* DUNKER, dont on connaît de nombreuses espèces depuis le Rhétien jusqu'au Crétacé inf.

Camptopteridées : g. *Clathropteris* BRONGT., du Keuper au Crétacé inf. (fig. 263); g. *Thaumatopteris* GOËPP., du Rhétien-Lias; g. *Dicthyophyllum* LINDL. et HUTTON, du Rhétien au Crétacé inf., Fougère très curieuse avec ses deux bras tordus de 180° (fig. 264); g. *Camptopteris* NATHORST, du Keuper-Rhétien.

Polypodiacées (incl. Parkériacées). — Cette famille compte plusieurs milliers d'espèces distribuées en plus de 70 genres répandus dans le monde entier. C'est la famille la plus variée et la plus nombreuse actuellement de toutes les Ptéridophytes.

Le caractère principal est le sporange à anneau vertical et à déhiscence oblique. Dans le genre aquatique *Ceratopteris*, qui est souvent considéré comme type d'une famille autonome (Parkériacées), l'anneau du sporange manque parfois.

Chez certaines Polypodiacées (*Notochlaena*), on observe le dimorphisme des spores déjà signalé (p. 200).

Anatomiquement, les Polypodiacées sont presque toutes polystéliques, mais certains groupes ont des caractères très remarquables (Lindsayées, Davalliées).

Cette grande famille est relativement récente; elle est à son apogée depuis le Tertiaire. Les genres les plus anciens sont les suivants :

<i>Davallia</i> SM.,	connu depuis le Lias (<i>D. Saportana</i> RACIB.).
<i>Adiantum</i> L.,	» » le Jurassique.
<i>Polypodium</i> L.,	» » » (<i>P. oregonense</i> FONT.).
<i>Asplenium</i> L.,	» » le Crétacé inférieur (<i>A. Dicksonianum</i> HEER).
<i>Blechnum</i> L.,	» » l'Eocène.
<i>Woodwardia</i> SM.,	» » le Miocène et l'Oligocène (sous forme d'espèces très voisines des espèces actuelles). <i>W. radicans</i> actuel est connu depuis le Pliocène (Meximieux).
<i>Onoclea</i> L.,	» » le Crétacé supérieur (<i>O. cf. sensibilis</i> L.).
<i>Aspidium</i> L.,	» » le Miocène.
<i>Cheilanthes</i> SW.,	» » le Miocène.
<i>Pteris</i> L.,	» » le Miocène.
<i>Woodia</i> R. BR.,	» » le Miocène.
<i>Scolopendrium</i> L.,	» » le Pliocène.

Salviniales.

Salviniacées. — Cette petite famille de Fougères aquatiques compte une douzaine d'espèces groupées en un seul genre : *Salvinia* (1). On

(1) Avec les auteurs récents, nous considérons le g. *Azolla* comme type d'une famille autonome. Ce genre n'est pas connu à l'état fossile.

ne connaît aucun *Salvinia* authentique plus ancien que l'Eocène (FLORIN), mais le genre est encore incomplètement étudié. *S. Zeilleri* FRITEL, de l'Eocène du bassin de Paris, ressemble à *S. auriculata* AUBL., des régions tropicales américaines. Plusieurs espèces miocènes

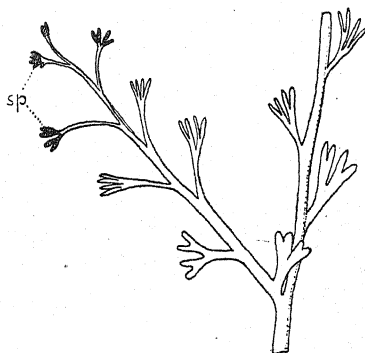
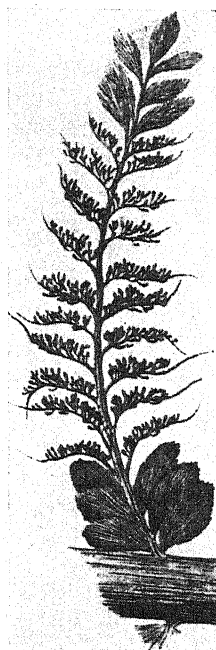


FIG. 265.

FIG. 265. — *Protopteridium minutum* HALLE (reconstitution de HALLE).

FIG. 266. — *Archaeopteris hibernica*.

a : portion de fronde.
b : groupe de sporanges.
c : pinnule stérile.



(*S. mildeana* GOËPP., *S. Cordata* et *S. formosa* HEER) ressemblent à *S. natans*.

3. — PRINCIPALES FOUGÈRES DE POSITION SYSTÉMATIQUE INCERTAINE

Un certain nombre de végétaux considérés comme Fougères n'ont pas trouvé place dans l'exposé précédent, leur position systématique étant encore incertaine. Nous les classerons par ordre d'ancienneté.

Pour le Dévonien, il faut citer :

Milleria LANG, du Dévonien moyen, a des sortes de frondes pennées à l'extrémité desquelles il y avait probablement des sporanges. *Spiropteris hostimensis* POT. et BERN., certains *Hostimella* (*H. racemosa* LANG et *H. globosa* LANG), sont peut-être des *Milleria*. *M. pinnata* LANG est un *Protopteridium* (voir plus loin).

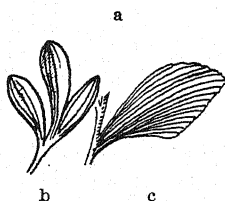


FIG. 266.

Aphylopteris NATHORST (tout le Dévonien) est peut-être une Phyllophorée du type *Stauropteris*, ou une Psilophytinée.

Bræggeria NATHORST (Dévonien moyen) est une Fougère phyllophorée ou une Psilophytinée.

Les sporanges sont en épis terminaux.

Le g. *Protopteridium* KRAÜSEL et WEYLAND, du Dévonien moyen, est très probablement une Fougère très primitive (Iridoptéridale?, voir p. 203) (fig. 265). HALLE, SEWARD, pensent qu'il appartient aux Ptéridospermées. Il est possible que ce genre soit hétérospore, mais on n'a encore rien trouvé qui rappelle un ovule. Le sporange est celui d'une Rhyniale. L'anatomie est en faveur de l'attribution aux Ptéridospermées. Ce mélange de caractères

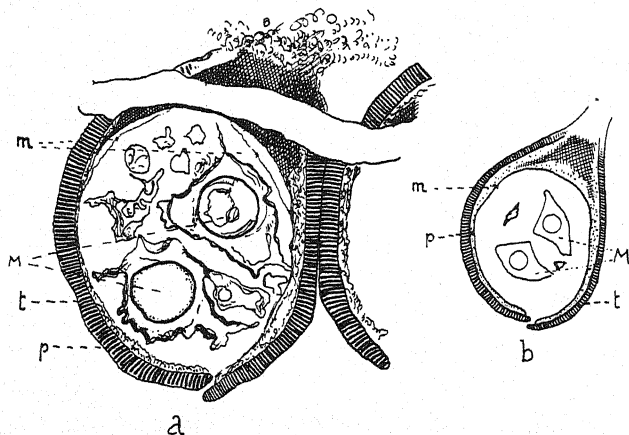


FIG. 267. — *Mittagia seminiformis* LIGNIER (Westphalien).

- a : un groupe de sporanges (une cassure sépare les sp. en deux morceaux) (d'après LIGNIER).
 b : figure schématique du sporange représenté à gauche (M : macrospores; t : sporophylle - tégument du sporange; p : paroi du macrosporange [nuclé] avec sa membrane réparatrice [m]).

donne aux *P.* un grand intérêt ; ces végétaux sont peut-être à l'origine ou très voisins de la souche des Ptéridospermées. Par ailleurs, ils sont encore nettement psilophytoïdes.

On connaît plusieurs espèces de *P.*

P. (Milleria) pinnatum LANG a des divisions ultimes qui sont légèrement aplaties, des pennes ordonnées comme dans une fronde de Fougère. *P. hostimense* KREJCI est sympodique, penné et dichotomique; certains échantillons décrits sous ce nom seraient des *Hostimella* typiques, donc des Psilophytinées (KRAÜSEL et WEYLAND). *P. minutum* HALLE est très psilophytoïde (fig. 265).

Le g. *Archaeopteris* (Dévonien sup. - Carbonifère inf.) a été considéré comme Marattiale (KIDSTON), Hyménophyllacée (SCHIMPER), Ophioglossale (JOHNSON), Fougères (GOTHAN), Ptéridospermée (SEWARD). Le genre comprend au moins 5 espèces.

Mais on a découvert récemment, dans le Dévonien sup. de Pensylvanie, une espèce nouvelle d'*A.*, très voisine d'*A. hibernica*. Celle-ci est nettement

hétérosporee, mais il ne semble pas que l'on puisse parler d'ovules (1).

Cette espèce d'A. est donc, probablement, avec *Protopteridium* et le g. *Mittagia*, une des très rares Fougères hétérosporees, et HIRMER pense que tous les A. l'étaient. Il rapproche les A. des Næggerthales.

A. *hibernica* FORBES, du Dévonien sup., est une plante à frondes filicoïdes bi-tripennées, à pennes stériles toutes égales, ovales ou en losanges, à nervures dichotomes rayonnant de la base d'attache. Les segments fertiles sont nus et portent des sporanges, sans anneau, homologues des télomes qui constituent les pennes (fig. 266).

L'anatomie des A. (*A. Ræmeriana* GOËPP) est filicéenne (GOTHAN).

Le g. *Dimeripteris* SCHMALH. paraît voisin d'*Archaeopteris*.

Pour le Carbonifère, on citera :

Le g. *Mittagia* LIGNIER (*M. seminiformis* LIGNIER, Westphalien) (fig. 267) : c'est avec doute que nous comptons cette plante parmi les Fougères. On n'en connaît que les sporanges; ceux-ci sont assez grands ($2,50 \times 7,70$ mm.); ils s'ouvrent par une fente apicale de 2 mm. L'un renferme quatre grosses macrospores.

La paroi, très forte, rappelle le tégument de l'ovule des Ptéridospermées.

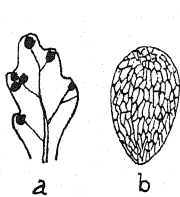


FIG. 268.

FIG. 268. — a : Pinnules de *Renaultia microcarpa* LESQUEREUX (d'ap. KIDSTON). — b : sporange de *R. chaerophylloides* BRONGT. ($\times 50$).

FIG. 269. — Sporange (a) et penna (b) de *Sphenopteris* (a $\times 50$; b $\times 2$; pris dans HIRMER).



FIG. 269.

Elle est tapissée intérieurement d'une couche de cellules parenchymateuses, nettement délimitée de la cavité contenant les spores, et sclérifiée au voisinage du point d'attache, évoquant un nucelle.

La ressemblance générale est en faveur de la nature sporangienne, mais la présence d'un tissu nettement délimité contre la paroi mécanique fait penser à un ovule dans lequel les macrospores seraient encore libres, comme chez *Calathiops* (p. 300). Ces sporanges sont donc peut-être des ovules et *Mittagia* serait, dans ce cas, plutôt une Ptéridospermée très primitive. Enfin, signalons que ZEILLER a exprimé l'avis qu'ils appartiennent à une Lépidodendracée.

Le g. *Rhacopteris* SCHIMPER, de différents niveaux du Carbonifère, est constitué par des frondes n'ayant que des pennes de 1^{er} ordre, entières ou laciniées, à nervures égales. Les sporanges sont groupés comme chez les *Archaeopteris* (*Rh. lindseiformis* BUNB.); ils n'ont pas d'anneau. Certains évoquent le g. *Botrychium*.

Renaultia ZEILLER (*Haplopteris* STUR) : Fougères très délicates, finement découpées, à pinnules sphénoptéridiennes ou pécoptéridiennes, à sporanges ovoïdes, isolés ou groupés sans anneau (fig. 268).

Le genre est du Carbonifère sup.

(1) C. A. ARNOLD, A possible « missing link » in the evolution of the early seed plants. — *Chronica botanica*, 1939 (le nom de l'espèce nouvelle n'est pas indiqué).

Un certain nombre de *Sphenopteris* sont probablement des *R.*

Le g. *Sphyropteris* STUR (fig. 269) : fragments plus ou moins sphénoptéridiens, avec sporanges localisés sur des pennes irrégulièrement dilatées transversalement; sporanges sessiles avec une ouverture apicale. — Tout le Carbonifère.

Pour le Secondaire, enfin, on connaît :

Neuropteridium SCHIMPER (Trias) : Fougères plus ou moins arborescentes à pinnules neuroptéridiennes. Sporangies (*Crematopteris* SCHIMPER) mal connus.

Anomopteris Mougeoti BRONGT., du grès bigarré des Vosges. Fougère du même type, mais à pinnules plutôt pécoptéridiennes.

Knorripteris HÖRICH (*Adetophytum* BERTR.), du Muschelkalk ; des tiges caractérisées à structure anatomique très curieuse : un cordon ligneux central solide entouré d'une gaine épaisse de parenchyme dans laquelle quelques trachéides courts sont disséminés. Puis vient le liber et une large écorce hétérogène dans laquelle sont noyées les traces foliaires.

Cette plante est certainement une Fougère.

Siderella READ, du Dév. sup. ou Carb. sup., a des axes zygoptéridiens, mais des feuilles (frondes ?) verticillées. Cette plante rappelle à la fois les Fougères et les Sphénophyllales.

Remarque : Certaines de ces Fougères à affinités inconnues représentent sans doute des types de familles aujourd'hui disparues. C'est le cas, en particulier, des genres *Renaultia*, *Sphyropteris*, auxquels il faut ajouter plusieurs autres non étudiés ici (*Monocarpia*, *Sturia*, *Dendraena*, *Chansithea*) et peut-être le g. *Oligocarpia*. Tous ces genres sont caractérisés par des sporanges sans anneaux ou à anneaux très primitifs. HIRMER a proposé de créer pour ces formes le groupe des *Proleptosporangiées*.

4. — REMARQUES GÉNÉRALES SUR LES FOUGÈRES

Les Fougères authentiques indiscutables représentées par les Iridoptéridales et les Cladoxylales ont apparu au Dévonien moyen. Pendant tout le Dévonien, nous ne voyons pas d'autres Fougères, si nous faisons abstraction des genres encore peu connus, tels que *Cephalotheca*, *Protopteridium*, *Archaeopteris*, etc...

Au Carbonifère, nous observons une éclosion prodigieuse de l'embranchement. Dès le Culm, presque tous les types sont représentés. Seules les Osmondales et les Ophioglossales manquent, mais il est probable qu'elles datent également de cette époque, car elles sont plus anciennes que ne l'indiquent les restes connus. Les Fougères leptosporangiées apparaissent au Carbonifère sup.

A la fin de l'époque paléozoïque, des groupes importants, tels les Phyllophorées et les Inversicaténales, avaient déjà disparu. Il n'y a dans le monde actuel pas une seule Filicinée qui puisse être rattachée directement à ces groupes. Les Zygoptéridales survivent peut-être dans les Ophioglossales; les Osmondes actuelles descendent des Osmondes hémiphyllophorées (*Thamnopteris*).

Les Fougères anciennes sont remplacées, à partir du Mésozoïque, par les Filicinées leptosporangiées, les Osmondales et les Marattiales, mais le premier groupe seul est moderne; bien qu'il date du Carbonifère, il n'a donné toute sa mesure qu'à partir du Secondaire, et il domine de nos jours. Marattiales, Ophioglossales et Osmondales sont manifestement sur le déclin et font figure de survivantes.

Les Fougères sont, de tous les Cryptogames vasculaires, ceux qui jettent le plus de lumière sur le développement phylétique des végétaux.

Pour juger les modifications survenues, il ne faut pas partir des types les plus anciens, les Cladoxylales, déjà supérieurement organisées à certains points de vue. Il est nécessaire d'avoir présent à l'esprit l'ensemble des formes anciennes. Celles-ci montrent clairement que les Fougères se sont différenciées aux dépens de types morphologiques très simples, peu différenciés, qui n'ont pu être que les Psilophytinées. Il y a transition insensible entre ces végétaux et les Fougères, comme l'indiquent les genres de position systématique incertaine, tels *Protopteridium*.

Les Fougères les plus primitives actuellement connues sont les Iridoptéridales et surtout les Stauroptéridales.

Les Stauroptéridales sont entièrement caulinaires, comme les Rhyniales. Elles ne diffèrent de ces dernières que par un enchaînement plus complexe de leurs rameaux et par une différenciation un peu plus accentuée des organes, tels les sporanges, et de la structure anatomique.

La ramification, bien qu'assez complexe, dérive clairement de la dichotomie primitive. Le corps végétatif de toutes les Fougères peut être ramené à ce type de ramification encore assez bien conservé chez certaines Fougères actuelles (*Dipteris*), et souvent encore dans la nervation et les organes souterrains. Le plus souvent, la ramification est sympodique-dichotomique, ce qui donne à la fronde l'allure plus ou moins zigzagante. La ramification monopodique est la moins fréquente (*Ankyropteris ramosa*).

La difficulté est de définir, chez les Fougères les plus archaïques, ce qu'il convient d'appeler fronde. A notre avis, cette appellation convient à l'organe ramifié émis par le rhizome.

Les frondes primitives sont buissonnantes et entièrement composées de tiges (phyllophores). Celles de *Stauropteris* sont très rameuses avec leur quatre files de ramifications à tous les degrés. La fronde des Zygoptéridales est déjà plus simple; seul le phyllophore porte des ramifications insérées sur quatre génératrices, celles d'ordre supérieur n'ayant plus que des pennes distiques, comme dans les Fougères modernes.

En même temps que la fronde buissonnante s'achemine vers sa forme moderne, la structure caulinare, générale au début, recule. Chez les Zygoptéridales, par ex., elle n'existe plus que dans le rachis principal. Parallèlement a lieu une palmure qui aboutit à la formation du limbe. Les frondes de nos Fougères vivantes sont entièrement envahies par la structure foliaire et plus ou moins limbées. La figure 270 illustre ce mécanisme.

La présence et l'absence de phyllophores est, on le conçoit, un caractère de la plus haute importance. Il permet de diviser les Fougères en deux grands groupes, les Phyllophorées et les Aphyllophorées, unités systématiques de premier ordre.

Les Osmondales qui comprennent des types à phyllophores incomplets (*Thamnopteris*) et aphyllophorés (Osmondes postpermienues) sont intermédiaires.

Cette évolution du corps végétatif primitivement entièrement caulinare, en organisme mixte à la fois tige et « feuille », est solidaire de profonds changements anatomiques.

Le mouvement centripète de la structure foliaire, après avoir atteint la base des rachis des frondes, dans beaucoup de cas, continue et mord sur la stèle de la tige portant les frondes. Il y provoque d'abord des brèches foliaires, puis un démembrement de la stèle et enfin une polystélie typique. Nous renvoyons le lecteur à ce que nous avons dit au sujet de ces phénomènes, lors de l'étude de divers groupes de Fougères, notamment aux chapitres des Marattiales, Ophioglossales et surtout des Osmondales.

La structure bilatérale qui résulte de l'invasion basipète est accentuée par le développement d'un limbe dont l'apparition marque une nouvelle étape. Chez les Fougères, le limbe résulte de la palmure des ramifications ultimes. Suivant l'importance de la palmure, la fronde prend des aspects différents. Limitée, la palmure détermine la *foliole* des Fougères (*Adiantum*) ; plus étendue, il en résulte des pennes ; enfin la fronde peut devenir *entière* (*Scolopendrium*).

Les considérations précédentes prouvent que la structure bilatérale (foliaire) aboutissant à la polystélie n'est pas, comme on l'a cru, le résultat d'une nécessité physiologique, mais celui d'une véritable direction phylétique, du développement d'une potentialité, dont les termes extrêmes sont les organismes stauroptéridiens et les Marattiales les plus évoluées ou *Botrychium*.

Dans les cas extrêmes, la stèle primitive est littéralement détruite et la tige se présente comme résultant de la concrescence des bases des feuilles emboîtées.

Cependant, la polystélie de toutes les Fougères n'a pas la même origine que celle rapportée plus haut. Les Cladoxylales, par exemple,

sont polystéliques par dislocation d'une protostèle primitivement étoilée et non par l'invasion foliaire basipète. Il n'y a pas une grande différence entre une étoile d'*Asterochlaena* et une polystèle de *Cladoxylon*.



Nous avons vu, chez beaucoup de Fougères (certaines Osmondales, *Anachoropteris*), que la structure des émissions traduit un état plus primitif que celui de la stèle-mère. Tous les *Anachoropteris* (Inversicaténales) montrent dans la structure des régions nodales un retour momentané à une anatomie antérieure, phénomène bien mis en évidence par CORSIN.

Ce retard, dans une espèce donnée, grandit au fur et à mesure qu'on examine des pétioles d'ordre plus élevé. Dans une espèce très ramifiée, on peut donc retrouver, en faisant des coupes à travers les nœuds, toute la phylogénèse de son système vasculaire.

Des répétitions identiques sont observées au cours du développement des plantules des Fougères et même des Phanérogames actuelles. On constate cependant que, chez beaucoup de végétaux, les structures définitives existent à tous les niveaux ou qu'elles apparaissent d'emblée dans la plantule. Ces végétaux sont dits très *accélérés* par rapport aux espèces qui le sont peu, où l'ontogénie récapitule les stades par lesquels l'anatomie est passée au cours des temps. L'*accélération* est une marque d'organisation moderne.

Nous retrouvons ici, sur le plan anatomique, l'expression d'un phénomène très général, la contraction, le *télescopage*, suivant l'expression de P. BERTRAND, que nous avons constaté si souvent au cours du développement phylétique des végétaux; ces phénomènes ont joué un rôle de la plus haute importance dans la phylogénèse.



Les Fougères montrent aussi des changements morphologiques profonds dans le sporange.

Chez les Stauroptéridales et les Holophyllophorées en général, le sporange est un axe, comme chez *Rhynia* ou *Asteroxylon*. Chez toutes les autres Fougères, il ne peut être homologué directement à un axe; mais, étant donné que les ramifications sporangifères (voir *Etapteris*, fig. 214) sont originellement des axes devenus dorsiventraux par l'invasion anatomique foliaire, l'homologie profonde entre tous les sporanges ne peut être niée. Chez les Fougères actuelles, l'état ancestral est le mieux conservé chez les Osmondes, Hyménophyllacées, Loxsomacées et *Botrychium* (fig. 253, 271). Chez *Botrychium*, les sporanges sont encore vascularisés.

Lorsque toutes les ramifications ultimes d'une fronde sont affectées à la formation des sporanges, il en résulte des frondes spécialisées (*Botrychium*, fig. 253). L'*Osmonde royale* montre tous les passages entre la penna stérile foliacée et la penna fertile (fig. 271, b).

La penna de *Corynepteris* (fig. 218) est homologue d'une penna

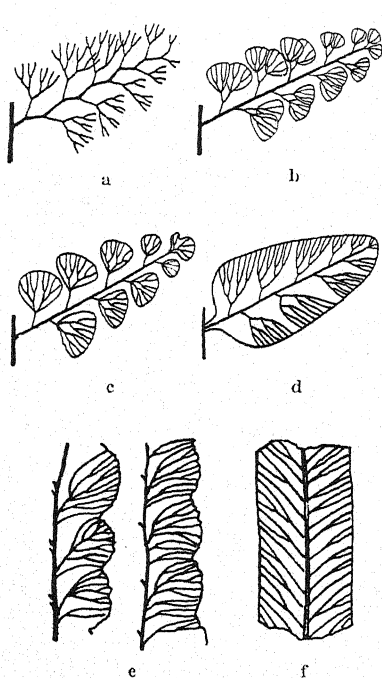


FIG. 270.

FIG. 270. — Schéma montrant l'origine de la foliole et de la penna ou fronde de la Fougère moderne.

a : état phyllophoré (état entièrement caulinaire). — b, c, d : états « foliarisés ». Entre a et b, on pourrait figurer plusieurs stades marquant les progrès basipètes de la « foliarisation » et de la formation du limbe par palmure des extrémités. La foliarisation part des extrémités et gagne peu à peu le rachis principal de la fronde. L'union des pinnules donne la penna (d), et celle des pennas aboutit à e : fronde de *Desmopteris*; f : fronde de *Scolopendrium*.

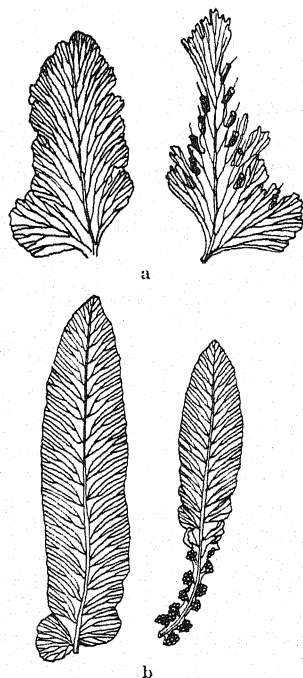


FIG. 271.

FIG. 271. — a : *Trichomanes auriculatum*. Pennes stérile et fertile. — b : *Osmunda regalis*. Pennes stérile et partiellement fertile.

d'*Osmonde* partiellement fertile et stérile. Tous ces cas sont faciles à comprendre. Ceux où les sporanges sont insérés sur la face inférieure des limbes foliaires et les groupements en sores s'expliquent par un mode de condescence et une distribution particuliers des ramifica-

tions stériles et fertiles dans l'organisation primitive buissonnante qui est à l'origine, comme il vient d'être expliqué plus haut.

Chez les Fougères anciennes, les sporanges sont vascularisés, comme les axes qu'ils représentent; ce caractère, chez les Filicinées vivantes (*Botrychium*), est très rarement conservé. Il en survit seulement un cordon cellulaire indifférencié situé entre la nervure et les sporanges. L'origine et la nature des sporanges expliquent la situation constante des sporanges sur les nervures.

Le sporange des Fougères n'est pas homologue d'un poil, mais est originellement un axe; c'est un organe très hautement évolué. De même le sporophylle des Fougères n'est pas homologue du sporophylle des Lycopodes.

L'hétérosporie est très rare chez les Filicinées.

Le g. *Archaeopteris* prouve que l'hétérosporie des Fougères s'est manifestée très tôt, dès le Dévonien supérieur; mais elle ne s'est pas épanouie comme dans les autres lignées de Cryptogames vasculaires. Il est remarquable de voir que, dans aucun groupe de Cryptogames vasculaires, l'hétérosporie ne se manifeste aussi modestement que chez les Fougères, qui sont, de tous les phylums de Cryptogames vasculaires émis par les Psilophytinées, le plus puissant.

Dans un genre seulement, le g. *Mittagia* — s'il est une Fougère —, on observe une tendance qui peut être considérée comme marquant l'ébauche d'une sorte d'ovule.

5. — LES AFFINITÉS ENTRE LES DIVERS GROUPES DE FILICINÉES

Les Filicinées sont issues des Psilophytinées dont elles diffèrent par une organisation plus évoluée sur tous les plans.

Parmi toutes les Filicinées connues, les Holophyllophorées sont les plus archaïques. Toutes les autres Fougères, même les formes hétérospores, en sont issues.

Ce type holophyllophorien s'est développé au cours des temps en donnant une descendance caractérisée par la diminution progressive de la structure caulinaire, et son remplacement par la structure bilatérale aboutissant finalement à la polystélie. Il y a chez les Phyllophorées deux lignées, l'une aboutissant à une polystélie par dissociation stélaire, c'est la lignée des Cladoxylales, l'autre aboutissant à cette polystélie que nous appellerions volontiers d'origine foliaire pour la distinguer de la précédente, lignée dont sont issues toutes les autres Fougères, en particulier les Zygoptéridales. Les Ankyroptéridacées forment un groupe intermédiaire.

La lignée des Cladoxylales ne semble avoir donné naissance à aucun rameau phylétique nouveau. Les autres groupes paraissent tous parallèles, issus des Hétérophyllophorées protostéliques plus simples que les Zygoptéridales, sauf les Ophioglossales qui peuvent être considérées comme les dernières Zygoptéridales et les Leptosporangiées issues probablement de Fougères eusporangiées du type Marattiales.

H. — LES ÉTAPES DE LA MORPHOGÉNÈSE DES VÉGÉTAUX

Nous avons pu suivre, au cours des chapitres précédents, la phylogénèse de certains organes, en particulier des appareils sporifères.

Il nous reste à dire quelques mots de la ramification, de la racine, de la vascularisation, et à compléter les documents déjà versés au dossier de la feuille.

LA RAMIFICATION. — La ramification la plus primitive est la dichotomie ; tous les autres types de ramifications en dérivent (fig. 272, *a*). La dichotomie vraie est très rare dans le monde végétal supérieur actuel ; elle existe encore chez certains Cryptogames vasculaires, tels les *Psilotum*, les Lycopodes, Isoetes, dans la nervation des Fougères, etc...

Prenons comme point de départ ce système dichotomique. Admettons que l'un des côtés soit favorisé, l'autre ne se développant pas, il en résultera le système représenté dans la figure 272, *b*. C'est l'étape intermédiaire entre la ramification dichotomique et le type penné, tel qu'il existe par exemple chez les Fougères (fig. 272, *c*). Nous sommes maintenant très près du sympode et du monopode, car l'axe principal ainsi formé est presque une droite (fig. 272, *c*). Lorsque cet axe principal ne fonctionne que pendant une durée limitée, sa fonction est continuée par un bourgeon voisin du sommet qui se met dans le prolongement de l'axe principal (fig. 272, *d*, *e*). Ce type de ramification est très répandu chez les Dicotylédones ; il est très net, par exemple, chez le Hêtre, le Lierre, etc. C'est le sympode (fig. 272, *e*).

Dans le cas contraire, c'est-à-dire lorsque l'axe s'allonge indéfiniment, il différencie au fur et à mesure des rameaux latéraux ; c'est la ramification monopodique (fig. 272, *f* ; exemples : Conifères, sauf rares exceptions, Equisétales, *Ankyropteris*, etc.).

Voyons maintenant les cas où les deux côtés du système dichotomique se développent, mais inégalement. Deux cas sont à envisager ; ils sont concrétisés dans les figures 272 (*k-p*), aboutissant, l'une à la structure *catadrome* (fig. 272, *p*), l'autre à la ramification *anadrome*

(fig. 272, m). Dans le premier cas, très répandu chez les Fougères paléozoïques, la penne inférieure de deuxième ordre est détournée de l'axe principal (fig. 272, p). Il y a anadromie quand la dite penne est tournée du côté de l'axe principal. Ce dernier cas est dominant chez les Fougères récentes (fig. 272, m).

Le dispositif axillaire s'explique par des glissements d'axes ou par des raccourcissements d'entre-nœuds et des modifications concomitantes d'organes (fig. 272, g-j).

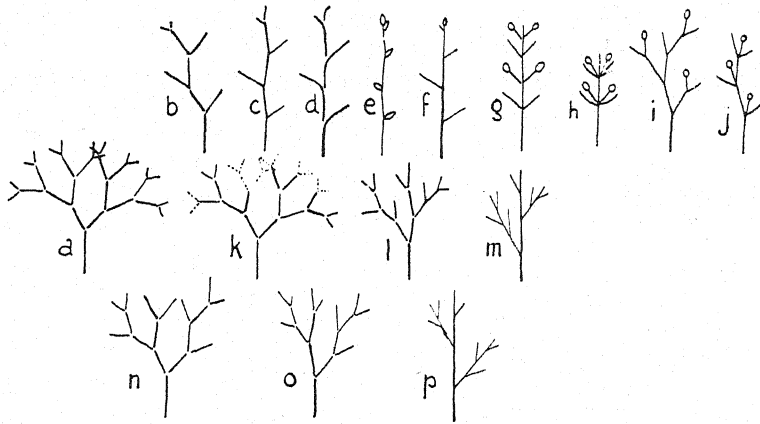


FIG. 272. — Les divers types de ramifications (en partie d'après ZIMMERMANN).

LA RACINE. — L'origine phylogénétique de la racine est, à première vue, plus obscure que celle des organes aériens. Cependant, l'organisation des Lépidodendrons éclaire ce problème. Nous avons vu que l'appareil souterrain de ces végétaux est rigoureusement homologue des organes aériens ; les appendices-racines remplacent exactement, sur les *Stigmaria*, les feuilles. Les « racines » de ces végétaux ne sont même pas habituellement endogènes (voir p. 142), comme de vraies racines. Ces organes sont donc, à l'origine, des axes dont l'anatomie n'a pas atteint le haut degré de différenciation que nous observons dans les organes aériens. En particulier, les racines ont échappé à la différenciation foliaire. Celle-ci est cependant amorcée dans les appendices des Lépidodendrons et dans les racines monarques de certains Cryptogames vasculaires (*Isoetes*), ce qui donne à ces organes leur caractère particulier.

La racine est certainement issue de la tige, c'est-à-dire des cauloides ou télomes qui sont à l'origine de toute l'organogénèse des végétaux vasculaires et dont elle conserve encore, dans quelques cas, la ramification dichotomique.

LA FEUILLE. — Le problème de l'origine de la feuille a déjà été discuté (pp. 169, 193). Nous avons observé chez les Psilophytinées et les Articulées, que la feuille résulte de l'aplatissement d'axes (télomes) ou de la spécialisation d'appendices (*Asteroxylon*), ou encore de la fusion de plusieurs télomes (Sigillaires, certains Lépidodendrons). Ces phénomènes vont de pair avec l'installation de la structure foliaire.

Chez les Fougères, les organes foliaires (pennes, folioles) résultent de la palmure des télomes plusieurs fois dichotomes et préalablement « foliarisés ». La nervure médiane manque donc très souvent. Son apparition est un phénomène comparable à celui de la formation du sympode ou du monopode. Au cours de cette phylogénèse, la feuille prend de plus en plus une individualité morphologique dont elle était, à l'origine, complètement dépourvue.

L'APPAREIL VASCULAIRE. — L'évolution de l'appareil vasculaire a pour point de départ la protostèle à protoxylème central, généralisée, c'est-à-dire occupant toutes les parties de l'individu (Ex. *Rhynia* sp.). Cette structure représente l'organisation vasculaire la plus primitive.

La protostèle la plus archaïque est à section circulaire; c'est un cylindre plein de bois, non différencié en protoxylème et métaxylème, entouré de liber. Le liber n'a pas de cribles caractéristiques; on le distingue de l'écorce, grâce à la longueur de ses éléments et à la position oblique des parois transversales.

La première différenciation implique donc la distinction en protoxylème et métaxylème (fig. 273, a).

Une complication plus grande est illustrée par une Fougère ancienne, *Asterochlaena*, dont nous ne connaissons malheureusement que les stipes. Dans cette plante, la stèle, au lieu d'être ronde, est étoilée, comme déformée par pression (P. BERTRAND) (fig. 273, b).

La vascularisation d'*Asteroxylon* (Psilophytinée) (fig. 273, c) marque une nouvelle étape; les pôles du protoxylème sont mésarches. Le liber entoure l'étoile ligneuse. Dans les organes souterrains, ainsi qu'aux extrémités des tiges, la structure anatomique est restée à l'état de protostèle de Rhyniale. Les organes souterrains offrent toujours une structure plus archaïque que celle des organes aériens, dont l'appareil vasculaire réalise de plus en plus rapidement, et même d'emblée, par suite d'une contraction très remarquable du développement, la disposition évoluée avec bois et liber superposés: nous retrouvons ici la notion de l'accélération basifuge, si bien mise en évidence, chez les Végétaux actuels, par l'œuvre de CHAUEAUD.

L'étoile d'*Asterochlaena* ou d'*Asteroxylon*, dans une étape ultérieure, se fragmente. Ainsi naîtra une polystélie à protoxylème mésarche qui existe, par exemple, chez les Cladoxylales, terme ultime de l'évolution vasculaire dans cette direction (fig. 273, d).

Dans la tige de *Lycopodium serratum*, les pôles ligneux sont exarches. Les faisceaux ligneux sont entourés de liber (fig. 273, e). La dislocation de cette étoile aboutit, ici aussi, à une certaine poly-stélie représentée chez *L. annotinum* (fig. 273, f), à pôles ligneux exarches. Par ailleurs, la structure de *L. serratum* est très proche de celle de la tige de *Psilotum* (fig. 273, g), mais le centre de l'étoile ligneuse est ici formé de sclérenchyme et non de vaisseaux. *Psilotum*

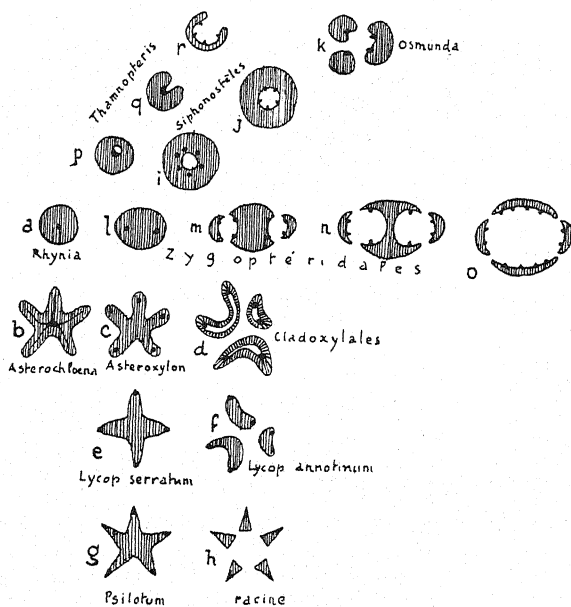


FIG. 273. — Les divers types de structures anatomiques et leurs rapports.

a presque une structure de racine (fig. 273, h). Dans la racine des végétaux supérieurs, l'évolution vasculaire n'a pas dépassé le stade de la figure h, alors que les organes aériens se sont différenciés anatomiquement beaucoup plus.

La comparaison des structures représentées dans les figures a, b, c, e, g, h, montre comment la structure de la racine, c'est-à-dire le dispositif alterne, dérive des structures les plus archaïques et qu'il représente, chez les végétaux actuels, un rappel d'un passé très lointain. Il est donc, chez les végétaux supérieurs, le type structural primitif, en ce sens qu'il marque une structure arrêtée dans son développement phylétique, par conséquent attardée par rapport à celles des organes aériens.

Une autre direction du développement phylétique est en liaison

avec l'apparition de la structure foliaire. L'influence de celle-ci peut être suivie avec beaucoup de précision chez les Osmondales et tout spécialement chez *Thamnopteris* et *Osmundites Dunlopi* (fig. 273, i, j, k, p, q, r), et chez les Zygoptéridales (fig. 273, l, m, n, o).

Le point de départ de la structure foliaire est dans les ramifications de dernier ordre d'un organisme entièrement caulinaire (*Rhynia*, *Stauropteris*). De là elle gagne les régions inférieures et elle finit par occuper l'ensemble des organes aériens en y déterminant la frag-

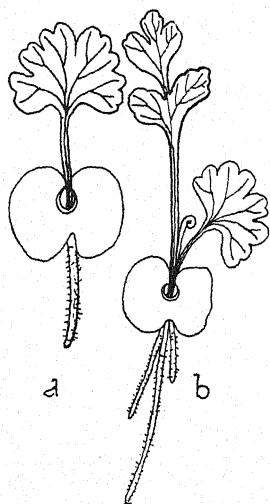


FIG. 274.
Plantules d'*Asplenium
violascens*
(d'après VELENOWSKY).
a : très jeune plantule.
b : plantule plus âgée.

mentation de la stèle et, enfin, une polystélie d'un type nouveau, différent de celle des Cladoxylales.

Ces structures polystéliques, lorsqu'elles sont généralisées, donnent l'impression d'être le résultat de l'emboîtement de bases foliaires unies par des tissus conjonctifs.

Examinons maintenant ces faits du point de vue de l'ontogénie. Chez les végétaux où la structure foliaire est limitée aux extrémités des ramifications, celle-ci a dû apparaître tardivement, seulement lorsque ces ramifications ultimes étaient développées. Chez les végétaux à structure foliaire plus étendue (Zygoptéridales, etc...), elle a dû apparaître plus tôt. Enfin, dans les plantes où la structure anatomique foliaire a envahi tout l'organisme, elle peut apparaître d'emblée et le jeune individu se présente alors, comme s'il était issu de la coalescence d'un certain nombre d'individus ou de plantules élémentaire, de *phyllorhizes*, suivant le terme créé par CHAUEAUD (fig. 274). Ces types sont anatomiquement très évolués ou très « accélérés » et non pas primitifs.

Nous voyons dans quelle mesure cette théorie de CHAUEAUD est

exacte, quant à l'interprétation du plan structural des végétaux : celle-ci ne cadre pas avec les faits paléobotaniques. La plante vasculaire n'est pas une colonie de phyllorhizes, mais est construite par un enchaînement de cauloïdes ou de télomes dont l'anatomie s'est modifiée au cours des temps. Supposons un instant la plantule d'*Asplenium violascens* (fig. 274, a) avec un limbe réduit aux nervures, la structure foliaire, au lieu de se manifester d'emblée, n'existant que dans les ramifications ultimes. Cette « phyllorhize » serait interprétée différemment. On ne la considérerait plus comme une unité morphologique ; on parlerait d'un axe et de rameaux et même de feuilles. Or, ce retard existait chez les Fougères dont les frondes n'étaient pas entièrement foliaires. La phyllorhize de CHAUVEAUD n'est donc pas une unité morphologique (1). Elle traduit un état anatomique très évolué, très accéléré. Morphologiquement, elle est, comme le fait remarquer BUGNON, un ensemble constitué par une feuille, une caule et une rhize, mais non une plantule élémentaire.

II. — PRÉPHANÉROGAMES

REMARQUES PRÉLIMINAIRES

Nous réunissons dans cet embranchement les Ptéridospermées et les Cordaïtales. Ces végétaux sont caractérisés par l'absence d'une graine (2). L'ovule existe. Il est homologue d'un macrosporange habituellement unispore entouré du sporophylle (tégument). Après la fécondation qui avait lieu soit avant, soit après la dissémination des ovules, ceux-ci donnaient directement et immédiatement un nouvel individu, sans comporter le stade d'arrêt de la graine.

(1) Les récents travaux de BOUVRAIN (1941 ; cf. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 1942) aboutissent à la notion d'une phyllorhize différente, dont les diverses parties ne seraient plus d'ordre morphologique, mais d'ordre anatomique : d'après ce point de vue, chaque phyllorhize correspondrait à un convergent, unité élémentaire anatomique, de structure alterne dans la racine (rhize) et superposée, par suite de l'accélération basifuge, dans la partie phyllaire ; chaque nervure élémentaire d'une feuille complexe représenterait l'extrémité supérieure d'une phyllorhize dont l'individualité serait masquée, dans la tige et les régions âgées de la racine, par sa coalescence avec les phyllorhizes voisines. Il conviendrait d'examiner cette théorie à la lumière des données de la Paléobotanique ; cependant, on peut, dès maintenant, remarquer que toute interprétation tendant à décomposer l'organisme d'une plante vasculaire actuelle en unités élémentaires ne correspond pas au fait que ces végétaux dérivent de Psilophytinées et, par leur intermédiaire, d'Algues supérieures, organismes dans lesquels il est impossible de discerner les unités élémentaires en question.

(2) Nous croyons que c'est Miss BENSON qui a la première attiré l'attention sur ce fait dont l'importance ne semble pas avoir été retenue suffisamment. Voir encore à ce sujet pp. 313 et 324.

On n'a, en effet, jamais observé d'embryon dans la « graine » des Ptéridospermées ou des Cordaïtales. Il est difficile d'admettre que cette absence est due à une mauvaise conservation.

Les Ptéridospermées et les Cordaïtales ne sont donc pas des Phanérogames, mais des Cryptogames vasculaires à ovules, c'est-à-dire à macrosporangies entourés de leur sporophylle (tégument), alors que, chez les autres, le sporophylle est ouvert. Les sporanges ♀ sont habituellement monosporés et non plurisporés, comme chez la majorité des Cryptogames vasculaires. Certaines de ces plantes montrent bien que l'ovule est la différence fondamentale. Dans le g. *Schützia* (p. 300), les macrospores sont libres dans le nucelle. On pourrait appeler ces types curieux, avec leurs macrosporangies inclus dans le sporophylle-tégument, Cryptogames vasculaires *angiosporangiés*, alors que les autres, à sporanges nus, seraient *gymnosporangiés*. Les Ptéridospermées et Cordaïtales sont, par rapport aux autres Cryptogames vasculaires, ce que les Angiospermes sont vis-à-vis des Gymnospermes.

Ces Cryptogames vasculaires angiosporangiés, avec leurs ovules, sont prêts à devenir des Phanérogames, et c'est la raison pour laquelle nous les appelons *Préphanérogames* et les séparons à la fois des Cryptogames vasculaires et des Phanérogames. Il suffit que la dissémination de l'ovule soit retardée jusqu'à ce que le jeune individu (embryon) soit formé et qu'intervienne, à ce moment de l'ontogénie, une période de repos physiologique.

Ces végétaux sont donc à mi-chemin entre les Cryptogames vasculaires et les Phanérogames, ce que confirment encore beaucoup d'autres caractères végétatifs et anatomiques. Il en sera question plus loin.

A. — PTÉRIDOSPERMÉES

La découverte des Ptéridospermées est une des plus belles qui ait été faite en botanique et mérite de nous retenir quelques instants.

L'existence de ce groupe a été pressentie, en 1883, par STUR qui, frappé de la haute rareté des appareils sporifères dans les couches carbonifères à « Fougères », avait émis l'hypothèse que des Fougères connues sous les noms de *Sphenopteris*, *Alethopteris*, *Neuropteris*, *Odontopteris*, *Pecopteris*, etc., pourraient être des végétaux appartenant à un autre embranchement.

Cette hypothèse n'eut aucun crédit. Cependant, en 1887, KIDSTON découvrit qu'une de ces « Fougères » énigmatiques, *Neuropteris heterophylla* (1),

(1) Cette plante, selon HALLE, n'est pas un *Neuropteris*, mais *Sphenopteris obtusiloba*.

portait de petits corps quadrilobés terminaux que l'on pouvait interpréter comme synanges ou involucre. On considéra néanmoins cette plante comme une Fougère, bien qu'on ne pût dire à quel groupe elle devait être rattachée (fig. 275).

En 1896, WILLIAMSON et SCOTT, O. WEBER et J. T. STERZEL apportèrent des documents anatomiques qui soulignèrent les caractères singuliers de ces « Fougères ».

WILLIAMSON trouva des frondes connues sous le nom de *Sphenopteris Hæninghausi* BRONGT., attachées à des tiges de *Lyginopteris oldhamia*, et WEBER et STERZEL montrèrent que les *Myeloxylon* sont les pétioles des *Medullosa* et les bases des rachis des frondes du type *Alethopteris*, *Neurop-*



FIG. 275.

FIG. 275. — *Neuropteris heterophylla* BRONGT. (d'après KIDSTON).

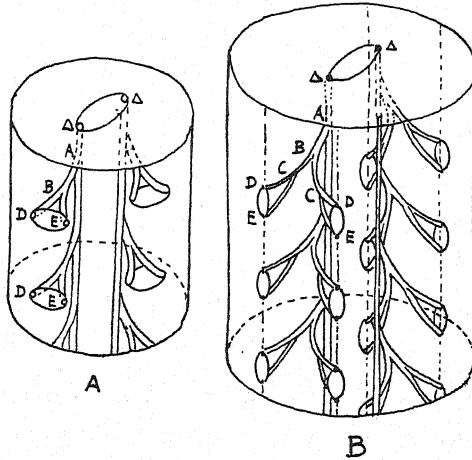


FIG. 276.

FIG. 276. — Schéma montrant la ramification de la racine.

A : chez les Fougères. — B : chez les Phanérogames (d'après P. BERTRAND).

teris, *Odontopteris*, etc. WILLIAMSON et SCOTT ont fait connaître le caractère intermédiaire de la structure anatomique de ces plantes, ce qui a déterminé H. POTONIÉ à leur donner le nom de Cycadofillicinées (1897).

La découverte fondamentale qui devait prouver définitivement le caractère nouveau de ces plantes n'a été faite qu'en 1903 par OLIVER et SCOTT. Ces deux savants démontrèrent que les « graines » de *Lagenostoma* WILL. appartiennent à *Lyginopteris oldhamia*. De plus, ces organes étaient munis d'une cupule lobée, semblable à celle que KIDSTON avait signalée, en 1887, chez *Neuropteris heterophylla*. Il était probable que les corps quadrilobés de cette « Fougère » n'étaient pas des synanges, mais des involucre. Les *Neuropteris*, comme les *Lyginopteris*, étaient donc très vraisemblablement des « Fougères à graines », d'où le nom de Ptéridospermées donné à ces végétaux par OLIVER et SCOTT.

Les documents nouveaux s'accumulent maintenant rapidement, grâce aux découvertes et aux travaux de Miss BENSON, GRAND'EURY, KIDSTON, DAVID WHITE, etc.

KIDSTON trouva, en 1905, des frondes de *Sphenopteris Hæninghausi* (fronde ♂ de *Lyginopteris oldhamia*) portant des bouquets d'étamines que ZEILLER avait décrites auparavant sous le nom de *Crossotheca*. Enfin, il trouva la « graine » de *Neuropteris heterophylla* attachée à la fronde et montra que sa plante de 1887 (fig. 275) représente la fronde ♂ de l'espèce.

Les Ptéridospermées sont connues avec certitude depuis le Dévonien moyen (*Palaeopitys*), mais elles sont peut-être plus anciennes. Rappelons-nous que HALLE a rapproché des Ptéridospermées le g. *Yarravia*, du Silurien sup., que nous avons classé parmi les Psilothytes. Elles ont occupé une place extrêmement importante dans la flore pendant tout l'Anthracolithique. Les derniers représentants (*Thinnfeldia*) se sont éteints à l'orée des temps crétacés. Elles existaient sur les deux hémisphères.

1. — PTÉRIDOSPERMÉES PROPREMENT DITES

Ces végétaux sont caractérisés par des tiges (troncs) à structure primaire de Fougères et structure secondaire de Gymnospermes (bois compact [pynoxylique] et rayons médullaires de Conifères, trachéides aréolés [type *Araucaria*] sur les parois radiales et tangentielles [1]). La stèle est variée, pleine ou médullée. Certains genres sont polystéliques. Les faisceaux primaires sont habituellement mésarches, plus rarement exarches, *Sutcliffia*.

Les rayons médullaires ont un développement variable.

Les organes foliaires sont des frondes identiques à celles des Fougères ; elles sont enroulées en crosse dans le bourgeon. Les pétioles ont une structure filicéenne et cycadéenne, avec un ou plusieurs faisceaux, mais sans formations secondaires.

Un appareil sécréteur, sous forme de canaux ou de poches, est constant.

La ramification est dichotomique, rarement (*Diplopteridium*) pseudo-dichotomique, à la façon des Gleichéniacées.

Organes reproducteurs. — Les Ptéridospermées sont hétérosporées, mais dans certains genres (*Schützia*, p. 300), il y a encore une isosporie morphologique; elles sont unisexuées, probablement dioïques. Les organes ♂ sont très divers et rappellent les fleurs; ils sont libres

(1) La ponctuation sur les parois tangentielles semble plus répandue qu'il n'est généralement admis (H. N. ANDREWS).

ou concrets, isolés ou groupés en paquets, de forme variable (cloche, disque, etc.), nus ou involucrés, réunis en inflorescences variées et parfois extrêmement denses (1), jamais en cône. Les microsporangies sont biloculaires, rarement uniloculaires (*Pteridozamites*, p. 298) et n'ont pas d'anneau de déhiscence.

Les microspores, parfois de grande taille (fig. 277), sont pluricellulaires. Le pollen des Médullosées (Whittleseyées) ressemble beaucoup à celui des Gymnospermes et même de certaines Angiospermes. Les microspores des Pt. sont ou ovales-allongées, avec une cicatrice de germination longitudinale, ou tétraédriques.

LOUBIÈRE, en étudiant l'ovule de *Coleospermum stephanense* (Sté-



FIG. 277.

FIG. 277. — Grains de pollen pluricellulaires d'*Aetheotesta subglobosa* BRONGT. — A droite: grossi.

FIG. 278. — Sommet de l'ovule de *Coleospermum stephanense* LOUB. (d'ap. LOUBIÈRE).

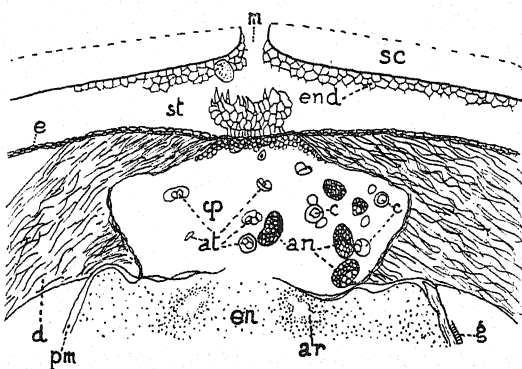


FIG. 278.

sc : sclerotesta réduite à sa partie fibreuse interne. — m : micropyle. — d : dôme du nucelle, libre latéralement. — e : épiderme du nucelle. — pm : paroi très épaisse de la macrospore. — st : stigmate nucellaire avec papilles. — ar : archégone. — g : gaine trachéale. — en : endosperme. — cp : chambre anthéridienne creusée dans le dôme. — an : anthéridie. — c : cellule anthéridienne. — at : anthérozoïdes.

phanien), a fait connaître un certain nombre de faits très intéressants (fig. 278). Les microspores tombées dans la chambre nucellaire de l'ovule y continuent leur développement en libérant deux cellules anthéridiennes contenant chacune deux anthérozoïdes ovoïdes-piriformes très probablement immobiles, car leur membrane s'épaissit notablement.

Les gros grains de pollen multicellulaires d'*Aetheotesta* ont dû, en germant, libérer de véritables prothalles mâles de Fougères en miniature.

Le grain de pollen ne forme pas de tube pollinique, mais de petites anthéridies à anthérozoïdes, exactement comme une spore ♂ de Cryptogame vasculaire donne un prothalle ♂. C'est un caractère de Crypto-

(1) HALLE, par exemple, se demande si les « graines » de *Neuropteris obliqua* ne sont pas des microsporangies du type *Whittleseyia* (voir p. 290).

game vasculaire; mais, chez *Coleospermum*, le prothalle est très réduit, et les anthérozoïdes sont immobiles, comme chez les Phanérogames.

La destinée des microspores n'a pu être suivie à ce jour que chez *Coleospermum*. On ne peut donc généraliser les faits découverts chez cette espèce. Il est probable que les Pteridospermées étaient, à cet égard aussi, très variées.

Les organes ♀, connus sous le nom de « graines », sont des ovules nus, orthotropes, uni-tégumentés, à nucelle et tégument vascularisés (1).

La position est toujours terminale, mais ce dispositif n'est bien visible que dans les types archaïques, comme *Lagenostoma Sinclairi* (fig. 279) ; ailleurs, il est plus ou moins masqué. Chez *Pecopteris Plu-*

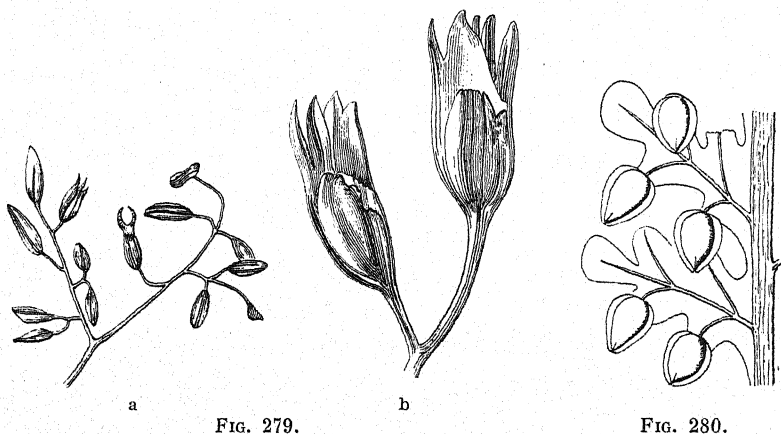


FIG. 279. — *Lagenostoma Sinclairi* ARBER.

a : fragment de la ramification ovulifère (grand. nat.).

b : deux ovules cupulés ($\times 5$; d'après ARBER).

FIG. 280. — Ovules de *Pecopteris Pluckenetii* BRONGT. ($\times 3$; d'ap. GRAND'EURY).

ckeneti (fig. 280), les ovules sont marginaux ; chez *Neuropteris ovata*, ils sont en pennes. Chez *Lyginopteris bermudensisifolium* (Namurien), les ovules occupent la place des pinnules de dernier ordre. Le dispositif, chez *Sphenopteris zamioïdes* (fig. 311), rappelle les *Cycas* ; celui de *Sphenopteris tenuis*, les Fougères. *Lescuropteris Moorii*, *Emplectopteris triangularis*, ont des ovules épiphyllés. Toutes ces positions dérivent d'une ramification dichotomique primitive et sont à interpréter comme celles du sporange des Fougères (p. 261).

Les ovules ont une forme variable, elliptique, cylindrique, globuleuse, trigone ou ailée.

(1) On ne sait pas si l'ovule des Caytoniales était vascularisé.

Le nucelle porte au sommet une excroissance, variable avec les genres, déterminant des chambres polliniques plus ou moins complexes, annulaire chez *Lagenostoma* et *Gnetopsis* (fig. 281), en puits chez *Stephanospermum* (fig. 282). Chez *Coleospermum*, l'excroissance nucellaire est stigmatiforme (fig. 278).

Les ovules sont nus ou entourés d'un involucre (cupule), solitaires (*Lagenostoma Sinclairi*) ou en inflorescences plus ou moins denses (*Sphenopteridium* [p. 298], *Schützia* [fig. 314]). Parfois il y a 3-4 (*Gnetopsis*) à *n* ovules dans une même cupule.

On a décrit un très grand nombre de « graines » sans pouvoir toujours les mettre en rapport avec la plante qui les a produites. Par ailleurs, on a reconnu qu'un type de « graine » désigné par un

FIG. 281.

A : ovule de *Lagenostoma*
(d'après OLIVER).

B : ovule de *Gnetopsis*
(d'après RENAULT).

C : ovule de *Gnetopsis*
(entier).

sa : sarcotesta.

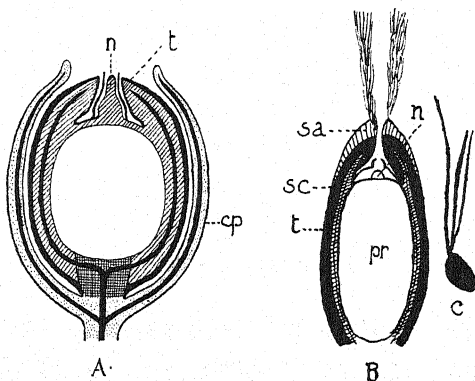
sc : sclerotesta.

t : tégument.

n : nucelle.

pr : prothalle.

cp : cupule.



nom générique représente les organes ♀ de plantes très différentes appartenant parfois à des types sans affinités directe ou proche. Les *Samaropsis* GOËPP., par exemple, sont des productions de Cordaïtées, de Ptéridospermées et même de Conifères; les *Rhabdocarpus* BERGER, de *Pecopteris* et de Cordaïtées. La nomenclature des « graines » est devenue très complexe.

Dans le grand nombre d'« ovules » décrits, on peut cependant mettre un peu d'ordre et reconnaître, avec LOUBIÈRE, plusieurs types d'organisation, bien qu'il soit impossible de savoir si ceux-ci correspondent à des groupes systématiques naturels.

L'ovule a un tégument très épais composé généralement de trois couches : la *sarcotesta*, couche externe épaisse et charnue ; la *sclérotesta*, couche très dure, moyenne, et l'*endotesta*, mince et charnue, ou couche interne. Ce tégument complexe entoure le nucelle en formant un micropyle plus ou moins allongé. Chez *Gnetopsis* (fig. 281), il est terminé par 3-4 plumules qui rappellent beaucoup les stigmates. La portion libre du tégument peut être plus ou moins lobée (*Lagenostoma*).

La macrospore enfermée dans le nucelle a une paroi très épaisse qui fait qu'elle est souvent isolée dans le nucelle, comme une macrospore de Sélaginelle dans son sporange.

Nous distinguerons, avec LOUBIÈRE, trois types d'ovules :

1° Les *Nertocaryales*, à nucelle concrescent avec le tégument, comme chez les ovules actuels. Ex. : *Lagenostoma*, *Gnetopsis* (fig. 281). Ce type, en quelque sorte moderne à cet égard, date du Culm.

2° Les *Mésocaryales*, à nucelle soudé au fond de la cavité ovulaire, mais libre, non concrescent sur les côtés avec le tégument. Ex. : *Trigonocarpus*, *Stephanospermum* (fig. 282). Ce cas est rare dans le monde végétal actuel (*Ginkgo*).

3° Les *Acrocaryales* à nucelle libre aussi, mais, selon LOUBIÈRE,

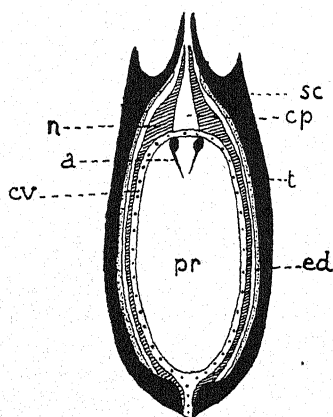


FIG. 282.

Ovule
de *Stephanospermum*
akenioides.

t : tégument composé de ses sclerotesta (sc) et endotesta (ed) ; la sarcotesta manque.

n : nucelle.

cv : couche vasculaire du nucelle.

a : archégones.

pr : prothalle (endosperme)
(d'après OLIVER).

attaché au sommet de la cavité ovulaire, au micropyle. Cas unique connu : *Leptotesta Grand'Euryi* LOUBIÈRE, ovule minéralisé de *Pecopteris Pluckenetii* (fig. 283).

Selon LOUBIÈRE, le nucelle de cet ovule serait enchâssé dans le canal micropylaire et suspendu par son épiderme dédoublé (ep et n). Au pôle opposé, il serait relié à la chalaze (ch) par un plateau et des cordons vasculaires (ct, f, f'). Dans le nucelle, il y a une macrospore (a, b) attachée au pôle micropylaire, presque complètement libre ailleurs.

LOUBIÈRE attache une importance physiologique considérable à l'épiderme nucellaire (ep) qui, par sa collerette (c, c'), déplacerait le nucelle, suivant les conditions du moment, dans le canal micropylaire.

Nous croyons que cette structure doit être interprétée autrement.

Le fait que le nucelle (fig. 283, n) est relié au fond de l'ovule par un appareil vasculaire prouve que cet organe n'était pas suspendu à la voûte, mais fixé. De plus, ces cordons vasculaires, très vraisemblablement

blement, étaient noyés dans un tissu; enfin ces membranes (*ep*, *c*, *c'*, *b*), que LOUBIÈRE admet être en place, sont, sans doute, l'effet de décollements provoqués par la fossilisation.

En examinant l'ovule de *Leptotesta* sous cet angle, on peut donc l'interpréter de la manière suivante : le nucelle de LOUBIÈRE (fig. 283, *n*) serait la macropore proprement dite, à membrane épaisse, noyée dans le nucelle vascularisé dont la membrane interne (*c*, *c'*) est décollée.

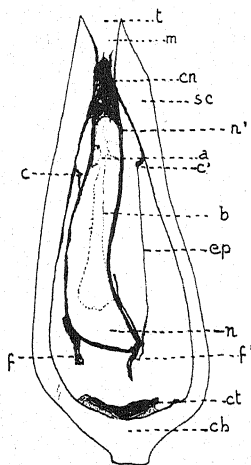
D'après cette interprétation, l'ovule de *Leptotesta* serait un ovule

FIG. 283. — Ovule de *Pecopteris Pluckenetii* (*Leptotesta Grand'Euryi* LOUBIÈRE).

Interprétation de LOUBIÈRE :

a : « albumen ». — b : membrane du « sac embryonnaire ». — cn : calotte nucléaire. — t : micropyle. — sc : sclerotesta. — c, c' : couronne élast. épiderm. — n : nucelle. — ep : épiderme nucléaire. — ch : faisceau chalcien. — ct : coupe trachéale. — f, f' : faisceau vasculaire enveloppant la base du nucelle.

Pour nous, cet ovule peut être interprété de la façon suivante : n' : macrospore située dans un nucelle vascularisé dont c-c' est la membrane interne. — cn : paroi gélifiée de la macrospore.



de Nertocaryale, avec macrospore à paroi très épaisse, ce qui marquerait un terme intermédiaire entre le macrosporange des Pteridophytes et celui des Phanérogames. Il suffit que la membrane de la macrospore et le tégument s'amincissent et que la vascularisation disparaisse pour avoir un ovule moderne.

Racines. — En ce qui concerne les racines, notons que les Ptéri-dospermées émettent des racines secondaires orientées par rapport à l'axe de la racine principale, exactement comme chez les Phanérogames. Dans le cas des racines secondaires diarches, le plan des faisceaux ligneux est donc longitudinal, c'est-à-dire passe par l'axe du faisceau ligneux d'insertion, alors que, chez les Cryptogames vas-culaires, le même plan est transversal (fig. 276).

On a pu distinguer à ce jour deux groupes de Ptéridospermées : les Lyginoptéridacées ou Lyginodendracées, et les Médullosacées. Il en

existe encore un grand nombre d'autres, mais qui n'ont pas pu être réunies en familles.

Lyginopteridacées (Lyginodendracées).

Lyginopteris POT. — Ce genre est le type de la famille; il compte plusieurs espèces qui ont vécu au Carbonifère.

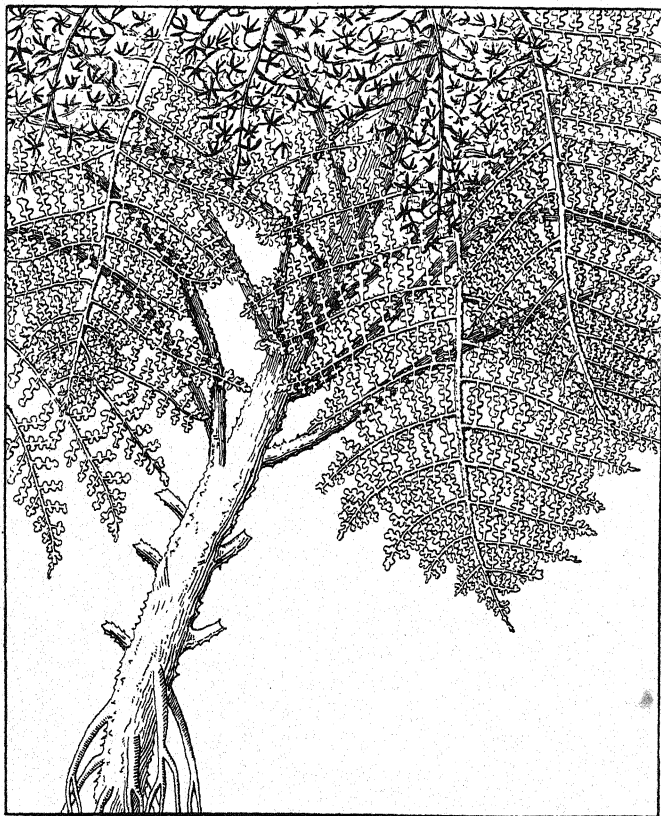


FIG. 284. — *Lyginopteris oldhamia*. Vue d'ensemble.

L'espèce la mieux étudiée est *L. oldhamia* POT., abondante au Carbonifère sup., mais qui a sans doute existé depuis le Culm. C'était probablement une liane qui vivait dans les stations marécageuses (fig. 284).

La synonymie de cette espèce est très complexe et exprime les difficultés qu'ont les botanistes à rattacher des fragments épars de plantes fossiles.

Les tiges sont connues sous les noms de *Lyginodendron* GOURLIE et de *Dadoxylon oldhamium* BINNEY; l'écorce a reçu le nom de *Dictyoxydon oldhamium* WILL. Les feuilles ont été appelées *Sphenopteris Hæninghausi* BRONGT., *Edraxydon* WILL.; les pétioles, *Rachiopteris aspera* WILL.; les appareils ♂, *Calymmatotheca Hæninghausi* STUR, *Sphenopteris Hæninghausi* BRONGT., *Crossotheca Hæninghausi* KIDST.; les ovules, *Lagenostoma Lomari* WILL.; les racines, *Kaloxylon Hookeri* WILL. Ces noms ne s'appliquent peut-être pas tous à l'espèce *Lyginopteris oldhamia*, mais certainement au genre.

La tige a un faible diamètre (max. : 4 cm.); elle est ramifiée, pro-

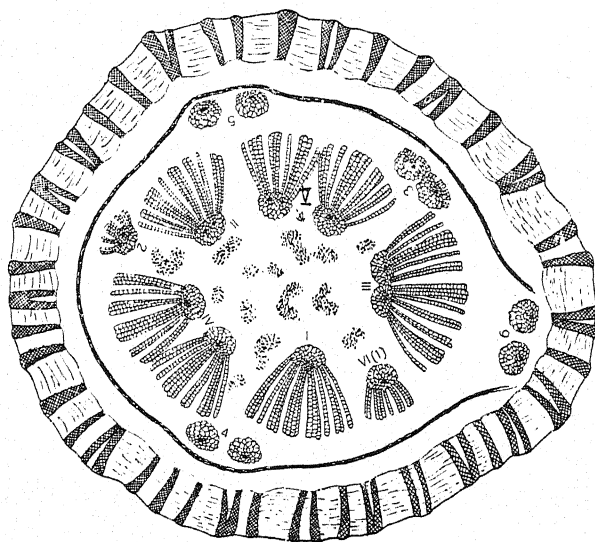


FIG. 285. — Coupe à travers une jeune tige de *Lyginopteris oldhamia* (d'après ZIMMERMANN).

bablement en monopode. Sa structure rappelle bien des traits des Cycadales et des Phanérogames en général.

Il existe une moelle abondante, avec cellules scléreuses —ou sécrétrices—, entourée, dans les tiges d'un certain âge, d'un anneau libéro-ligneux, sans zones d'accroissement. Le protoxylème est mésarche, formé de trachéïdes spirales; le métaxylème, comme le bois secondaire, ont des trachéïdes garnis d'aréoles sur leurs parois radiales. Dans les tiges jeunes, on voit des faisceaux séparés (fig. 285).

Chez *L. heterangioides*, la moelle est parsemée de trachéïdes. Cette structure est intéressante, parce qu'elle est intermédiaire entre celle des *Lyginopteris* et *Heterangium* (p. 284).

Les coupes à travers des organes jeunes de *L. oldhamia* permettent de comprendre la structure anatomique (fig. 285).

A l'état très jeune, celle-ci montre des faisceaux mésarches primaires séparés les uns des autres et groupés en une eu-stèle typique (fig. 285).

Bientôt apparaît le bois secondaire. Celui-ci est très régulier et parcouru par de nombreux rayons médullaires.

Les faisceaux libéro-ligneux sont généralement au nombre de 5; ils se dédoublent tangentiellement en suivant une divergence de $2/5$ pour préparer les sorties foliaires. Celles-ci ont, à l'origine, du bois secondaire, mais celui-ci disparaît au passage par l'écorce interne. Avant de percer l'endoderme, chaque faisceau se dédouble de nouveau, de sorte que la vascularisation de la feuille de *L.* comporte deux faisceaux, comme chez les Cycadales actuelles (fig. 286), avec protoxylème mésarche.

L'écorce de la tige est parcourue par des cordons de sclérenchyme anastomosés en réseau; les formations secondaires y sont peu développées (périoderme). Extérieurement, elle est revêtue d'épines recourbées.

L'appareil sécréteur de *Lyginopteris* était formé de cellules sécrétrices et non de canaux.

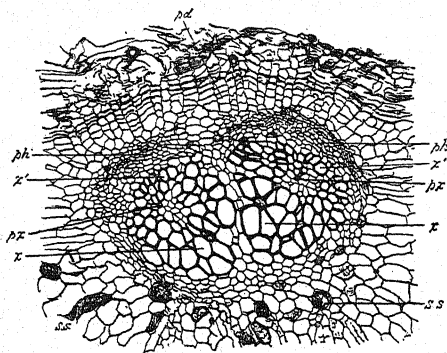


FIG. 286.

Vascularisation
de la feuille
de *Lyginopteris*
oldhamia.

px : protoxylème.
x : métaxylème centripète.
x₁ : métaxylème centrifuge.
ph : liber.
ss : poches sécrétrices
(*Progressus Rei bot.*,
1907, p. 191).

L'ensemble de ces caractères anatomiques indique une liane.

La feuille de *L. oldhamia* (fig. 284) a l'aspect typique d'une fronde de Fougère, mais le faisceau double du rachis, la présence de bois secondaire à l'émission de la trace foliaire, les stomates très enfoncés sont des caractères de Gymnospermes. Le rachis est épineux.

Les frondes sporangifères étaient également filicoïdes. Les appareils ♂ de *L.* (1) ressemblent aux microsporangies des Cryptogames vasculaires. *Crossotheca Høeninghausi* KIDST. est très probablement l'appareil ♂ de *L. oldhamia*. Ce sont des groupes de sporanges à symétrie radiaire, suspendus aux extrémités des ramifications homologues des pennes stériles (2) de la fronde (fig. 287). Les sporanges eux-

(1) Connus aussi sous le nom de *Crossotheca* et *Calymmatotheca*. Tous les *Crossotheca* et *Calymmatotheca* ne sont pas des appareils de *Lyginopteris*; ainsi *Sphenopteris (Diplotmema) alata* (BRONGT.) KIDST. a pour organe ♂ *Calymmatotheca alata* ZEILLER; certains *Crossotheca*, selon DARRAH, appartiendraient sûrement à des Fougères. Le g. *Sorocladus* LESQ. désigne aussi des *Crossotheca* (DARRAH).

(2) Selon THOMAS, il s'agit d'un réceptacle et non d'une penne ou pinnule (cf. C. R., Congrès de Heerlen, 1935).

mêmes sont à deux loges, petits (3 mm. \times 1,5) et contiennent des microspores minuscules, tétraédriques, échinulées.

Certains synanges, connus sous le nom de *Telangium* (1) (*T. Scotti* BENSON), seraient aussi des microsporangies de *Lyginopteris* (SCOTT).

Les appareils ♀ de *L. oldhamia* (*Lagenostoma Lomaxi* WILL.) (2) étaient des ovules isolés rappelant ceux des *Cycas*; ils forment un contraste saisissant avec les formes filicoïdes du corps végétatif et des organes ♂.

L'ovule (5-6 mm. \times 4-5 mm.) est composé du macrosporange tégu-

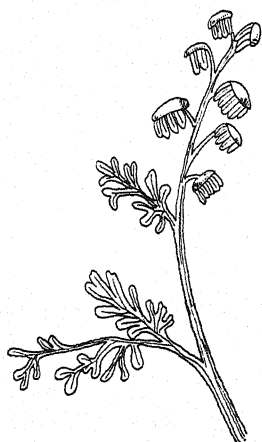


FIG. 287.

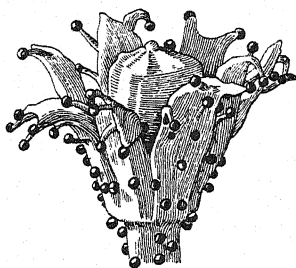


FIG. 288.

FIG. 287. — *Crossothea Hæninghausi* KIDST. (organes ♂ de *Lyginopteris oldhamia*) d'après KIDST. et SCOTT, pris dans ZIMMERMANN).

FIG. 288. — Ovule de *Lyginopteris oldhamia* (*Lagenostoma Lomaxi*) (\times 5; d'après OLIVER).

menté et d'une cupule profondément lobée. Celle-ci entoure complètement l'ovule jeune; elle est congrescente à la base, vascularisée, couverte de glandes pédicellées (fig. 281, A ; 288).

L'ovule est orthotrope, monosporé, à un seul tégument épais et compartimenté dans sa partie supérieure, vascularisé, adhérent au nucelle. La chambre pollinique est annulaire (fig. 289, 290). Le nucelle est vascularisé.

La structure des faisceaux du nucelle, de la cupule et aussi du pédoncule est la même que celle des cordons des pinnules stériles des frondes.

On ne sait rien des anthérozoïdes et fort peu de choses de l'organisation interne du nucelle et de la macrospore. Les archégones étaient

(1) Tous les *Telangium* n'appartiennent pas au g. *Lyginopteris* (KIDSTON) et, de plus, ne sont pas des appareils ♂ (voir *Sphenopteridium*, p. 298, et *Tetrastichia*, p. 284).

(2) Les empreintes rappelant les ovules de *Lagenostoma* ont reçu les noms de *Lagenospermum* NATH., *Pteridospermotrobus* STOKES.

probablement rangés en cercles et faisaient face à la chambre pollinique annulaire.

La cupule et le tégument des ovules, que rien ne semble annoncer

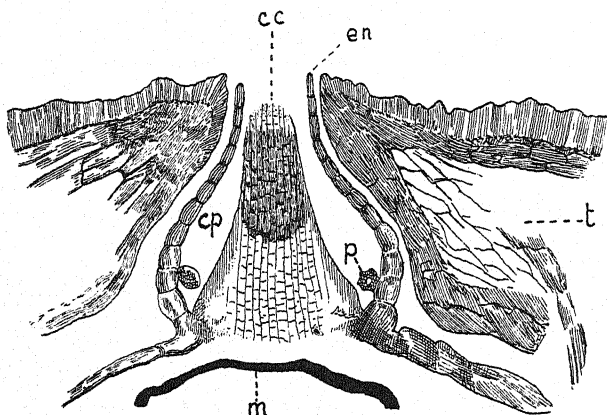


FIG. 289. — Partie supérieure de l'ovule de *Lyginopteris* (*Lagenostoma Lomaxi*).

en : excroissance nucellaire. — cp : chambre pollinique annulaire. — p : grain de pollen. — cc : colonne nucellaire centrale. — t : tégument ($\times 52$; d'après SCOTT).

chez les Cryptogames vasculaires, ont fait l'objet de nombreuses discussions.

La cupule a été interprétée comme un verticille de feuilles, une sorte de calice à sépales concrescents, et comme une excroissance sans

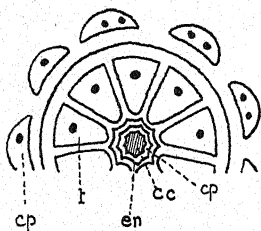


FIG. 290. — Coupe transversale par le sommet de l'ovule de *Lagenostoma Lomaxi*.

cp : cupule.
t : tégument compartimenté.
cc : colonne nucellaire.
cp : chambre pollinique.
en : excroissance nucellaire.

signification morphologique. On l'a aussi comparée à la petite cupule de *Ginkgo* (SHAW). Pour P. BERTRAND, les pièces qui la composent sont homologues d'un bouquet de sporanges. Enfin, on l'a homologuée avec la partie externe du tégument de l'ovule des Cycadales (STOPEs, SYKES, etc.) (1).

Le tégument, vascularisé et compartimenté au sommet, a été lui-même

(1) D'après cette manière de voir, le tégument unique de l'ovule des Cycadales serait composé de deux enveloppes concrescentes.

interprété comme étant homologue de la cupule (HALLE) ou comme un verticille de feuilles, de sporanges avortés. L'ovule de *L.*, selon BENSON, serait un synange dont tous les sporanges, sauf un, seraient stériles; les sporanges stériles constitueraient le tégument.

On peut interpréter l'ovule involucre de *L. oldhamia* comme résultant de la contraction d'une ramification primitive dérivée de la dichotomie. L'étude des Cryptogames vasculaires nous a familiarisés avec de telles contractions.

Nous avons déjà attiré plus haut l'attention sur ce fait que la vascu-

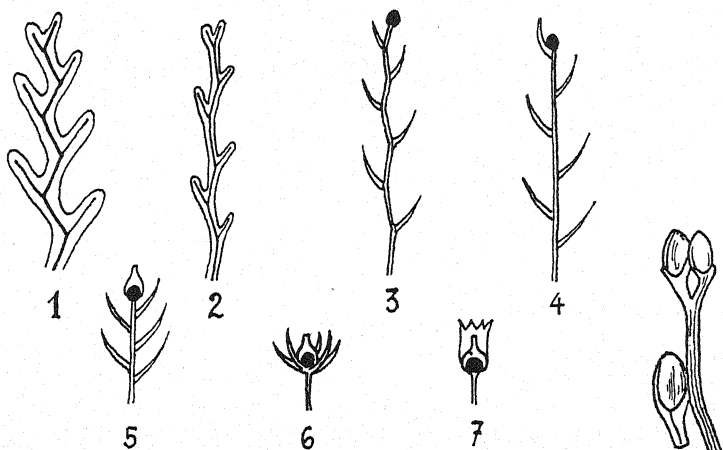


FIG. 291.

FIG. 292.

FIG. 291. — Origine et homologies de la cupule de l'ovule de *Lyginopteris oldhamia*.

1 : une penne stérile schématisée de *Crossothea Hæninghausi*. — 2 à 7 : réduction et contraction de la penne, l'un des télomes devenant fertile et un autre formant le tégument de l'ovule. La cupule est formée des autres télomes.

FIG. 292. — Ovules d'*Eospermatopteris textilis* GOLDR., du Dév. sup.

larisation de l'ovule est semblable à celle des penne. De plus, le pédoncule de l'ovule, fait important, a une structure de pétiole et non de tige. On peut donc homologuer un ovule entouré de sa cupule avec une penne stérile, mais contractée et réduite de *Crossothea Hæninghausi* (fig. 287). L'on comprend aussi également la structure de la ramification ovulifère de *Lagenostoma Sinclairi* (fig. 279); il suffit de remplacer par la pensée chaque ovule involucre par une penne stérile de *Sph. Hæninghausi* pour saisir l'homologie entre les frondes fertiles et stériles.

La figure 291 schématise cette interprétation.

Il nous reste à dire quelques mots de la racine de *Lyginopteris*.

Ces organes sont dépourvus de poils absorbants. L'accroissement avait probablement son siège dans une cellule apicale unique, comme chez les Fou-

gères. A l'état jeune, les racines ont une structure primaire qui rappelle celle des Fougères, en particulier celle des Marattiales, avec 2-8 cordons de xylème. Le métaxylème est accompagné d'un peu de parenchyme; il n'y a pas de moelle. Le péricycle est plus ou moins épais, l'endoderme pourvu d'épaississements radiaux. La structure secondaire est du type phanérogamique avec rayons.

L'écorce est puissante et possède de nombreuses cellules sécrétrices.

Tetrastichia GORDON. — Ce genre du Carbonifère est représenté par une espèce (*T. bupatoides* GORD.).

La plante était sans doute grimpante, à frondes fixées par paires sub-opposées et décussées.

Anatomiquement, elle est caractérisée par une actinostèle pleine à 4, rarement 5 rayons, à protoxylème mésarche spiralé et annelé, et métaxylème scalariforme et réticulé. Les trachéides secondaires ont des épaississements réticulés sur toutes les parois, avec rayons médullaires parenchymateux assez hauts et plus larges que chez la plupart des Ptéridospermées.

Les émissions des frondes ont lieu par paires opposées, mais avec un léger décalage entre les deux frondes qui se détachent.

L'écorce possède un réseau sclérenchymateux hypodermique semblable à celui des *Lyginopteris*. On observe de nombreuses cellules sécrétrices dans la région moyenne de l'écorce externe. L'écorce moyenne contient des nids d'éléments scléreux.

Ce que nous savons de ce genre indiquerait des affinités avec *Aneurophyton* (DARRAH, *in litt.*), *Calamopitys*, *Lyginopteris*.

Le g. *Tetrastichia* représente peut-être la Ptéridospermée la plus primitive connue. Malheureusement, on n'en connaît que les tiges et la base des frondes. On a exprimé l'opinion que *Megatheca Thomasi* représente l'ovule et *Telangium affine* peut-être le feuillage, mais la chose n'est pas démontrée, car ce dernier fossile a aussi été mis en rapport avec *Calathiops* et *Sphenopteridium* (p. 298).

Eospermatopteris GOLDR. — Ce genre date du Dévonien sup. *E. textilis* GOLDR. avait un port de Fougère arborescente à tronc bulbeux à la base. Sa structure anatomique est mal connue, mais on sait que l'écorce avait un réseau de sclérenchyme, comme chez *Lyginopteris*. Le feuillage était formé de frondes tripennées, à lobes ultimes sphénotéridiens.

Les ovules, petits (5-6 mm. \times 2,5-3,5 mm.) (fig. 292), étaient par paires et rappellent ceux de *Ginkgo*; il y a même parfois un petit bourrelet (cupule?) à la base de l'ovule. On ne peut se prononcer sur les homologues.

On a exprimé l'opinion que *E.* serait synonyme d'*Aneurophyton germanicum* (voir p. 126).

Heterangium CORDA. — Le g. *Heterangium* a vécu du Carbonifère inf. au Permien inf. (1). Il est étroitement apparenté à *Lyginopteris*, à la fois par ses formes et sa structure anatomique. Il s'agit peut-être encore de lianes. Le diamètre des tiges ne dépasse pas 2 cm.

Le tronc est monostélisque. Le cylindre vasculaire, avant d'avoir des formations secondaires, rappelle celui de certains *Gleichenia* et *Trichomanes* (*T. scandens*).

(1) JOHNSON a même décrit un *H.* du Dévonien sup. (*H. hibernicum*), mais c'est une espèce très douteuse (SEWARD).

La structure est plus primitive que celle de *Lyginopteris*. Elle montre habituellement, comme celle de *L.*, des faisceaux primaires mésarches accompagnés de parenchyme, mais diffère par ses faisceaux vasculaires moins nettement individualisés, son métaxylème centripète lardé de parenchyme. Les formations secondaires sont identiques à celles de *Lyginopteris*, mais moins abondantes.

Dans certaines espèces (*H. Sturi* KUBART, du Carb. de Moravie), le protoxylème est presque exarche.

Dans l'écorce de la tige et du rachis, il y a un réseau sclérénchymateux,

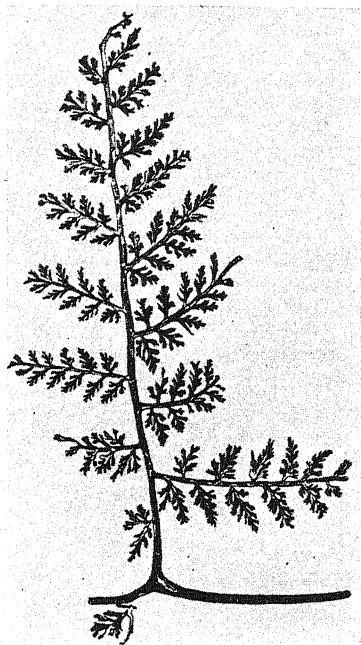


FIG. 293.

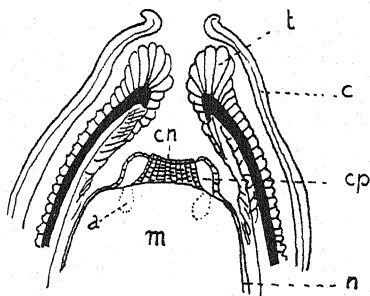


FIG. 294.

FIG. 293. — Feuille d'*Heterangium Grieviei* WILL, du Carb. inf. ($\times 1/2$; d'après LOTZY-ZIMMERMANN).

FIG. 294.
Sphaerostoma ovalis.

a : archégonés.
m : macrospore.
n : nucelle.
cn : colonne nucellaire.
c : cupule.
cp : chambre pollinique.
t : tégument
(d'après BENSON).

mais moins net que chez *Lyginodendron*. Les formations secondaires y sont peu développées.

L'appareil sécréteur est formé de cellules, comme chez *Lyginopteris*.

La tige émet des frondes (*Sphenopteris elegans*), suivant l'indice phyllotaxique $3/8$ ou $3/5$, dichotomes, décurrentes, lisses, très découpées (*H. Grieviei*, fig. 293). L'émission de ces frondes (au moins chez *H. Grieviei*) a lieu, dans l'ensemble, suivant le mode lyginoptérien (1). Les pétioles ont de 1 à 8 faisceaux mésarches.

(1) Le nombre de faisceaux primaires de la tige est ici en nombre plus élevé que celui des traces foliaires; chez *Lyginopteris*, ces nombres sont les mêmes.

Les espèces dont le rachis n'a qu'un ou une paire de faisceaux forment le groupe *Eu-Heterangium*; celles qui en ont 4-8 issus par division plus grande du faisceau primitif, le groupe *Polyangium* (SCOTT).

Les ovules, connus sous les noms de *Conostoma* WILL., *Sphaerostoma* BENSON, ressemblent beaucoup à *Lagenostoma*; le tégument est plus complexe et le sommet du nucelle est aplati (fig. 294). Selon BENSON, *Sph. ovalis* est l'ovule d'*H. Grieviei*. La figure que nous en donnons permet de comprendre l'origine de la chambre pollinique circulaire de *Lagenostoma*.

On ne sait rien de précis sur les appareils ♂.

Les racines sont di- ou triarches.

On a décrit une dizaine d'espèces d'*Heterangium*; les mieux connues sont *H. Grieviei* (tiges = *Dictyoxylon Grieviei* WILL.; frondes = *Filicites* [*Sphenopteris*] *elegans* BRONGT., *Cheilanthes elegans* GOËPP., *Diplotmema elegans* STUR; organes reproducteurs = *Sphaerostoma* [*Conostoma*] *ovalis* et *Sph. intermedia*), du Carbonifère inf., qui vivait probablement à la manière d'une Hymenophyllacée humicole, et *H. tiliaeoides* WILL., du Westphalien, espèces très affines.

H. (Poroxydon) Duchartrei REN., du Permien, est une espèce permienne voisine d'*H. tiliaeoides*.

Médullosacées.

Ces Ptéridospermées ont vécu du Carbonifère moyen au Permien inf. Elles sont surtout connues par des troncs plus ou moins gros (jusqu'à 50 cm. de diamètre), mais certaines espèces étaient peut-être des lianes.

Généralités. — Les M. avaient un port de Marattiales arborescentes.

Les frondes sont connues sous les noms de *Neuropteris*, *Alethopteris*, *Odontopteris*, *Linopteris*, etc.; certains *Callipteris* et *Taeniopteris* sont probablement aussi des M. Les pétioles des frondes s'appellent *Myeloxylon* BRONGT., *Myelopteris* REN., *Stenzelia* GOËPP., et les « graines », *Trigonocarpus* BRONGT., *Rhabdocarpus* BERGER, *Pachytesta* BRONGT., *Carpolithes* LINDL. et HUTTON, *Rotodontiospermum* CH. A. ARN. et W. E. STEIDTM., *Odontopterocarpus* Gd'EURY, *Aetheotesta* BRONGT. Les *Hexatetraspermum* BRONGT., *Polylophospermum* BRONGT., *Tripterospermum* BRONGT., *Codonospermum* BRONGT., sont peut-être aussi des « graines » de Médullosacées. Le g. *Medullosa* désigne plus spécialement des troncs.

Les appareils ♂ ont aussi reçu des noms divers : *Potonia* ZEILLER, *Whittleseya*, *Codonothea*, etc.

Le tronc montre extérieurement la même structure que le stipe des Marattiales, mais l'anatomie, avec sa vascularisation presque toujours

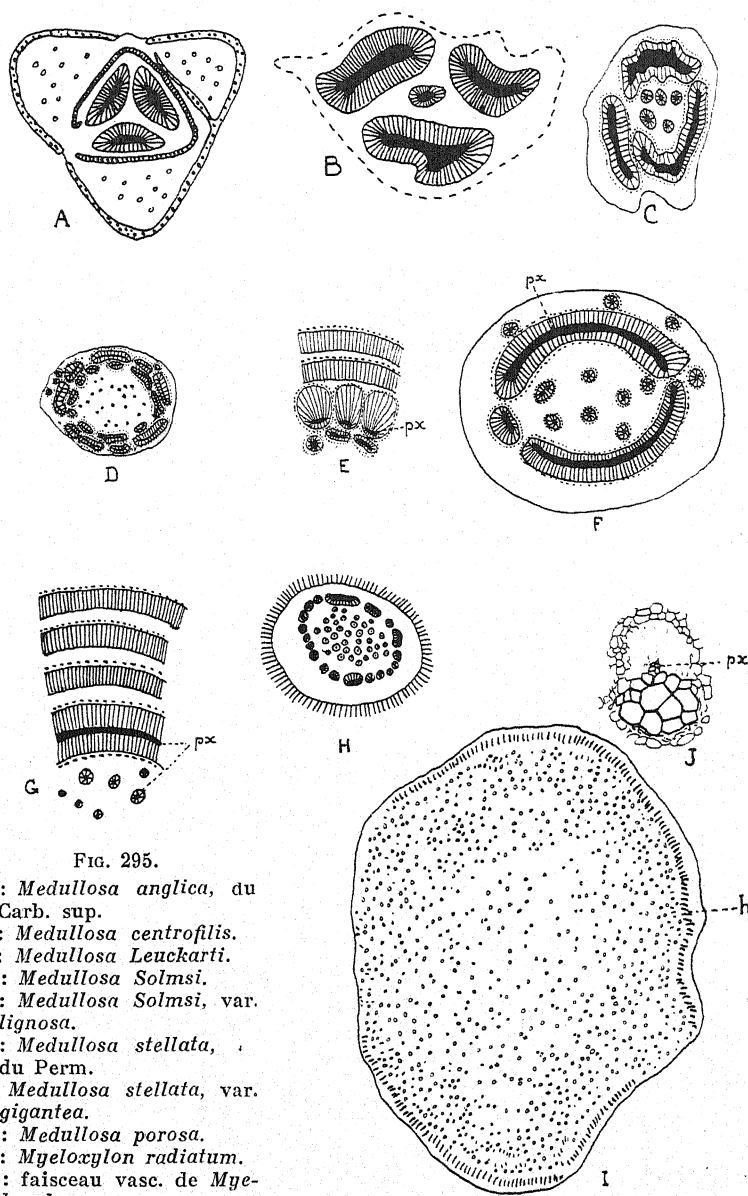


FIG. 295.

- A : *Medullosa anglica*, du Carb. sup.
 B : *Medullosa centroflis*.
 C : *Medullosa Leuckarti*.
 D : *Medullosa Solmsi*.
 E : *Medullosa Solmsi*, var. *lignosa*.
 F : *Medullosa stellata*, du Perm.
 G : *Medullosa stellata*, var. *gigantea*.
 H : *Medullosa porosa*.
 I : *Myeloxylon radiatum*.
 J : faisceau vasc. de *Myeloxylon* sp.
 px : protoxylème.

polystélisque (exception : *Sutcliffia*) et ses formations secondaires, rappelle les Cladoxylales et les Cycadales. La fragmentation de la stèle,

en effet, n'est pas liée ici, comme chez les Fougères, à l'émission des traces foliaires.

L'anatomie, si nous faisons abstraction des formations secondaires, a, d'une manière générale, nettement des traits de Fougères.

Chaque stèle élémentaire a une structure semblable à celle que nous avons décrite chez *Heterangium*, du protoxylème généralement mésarche irrégulièrement disposé dans un parenchyme et des formations secondaires, mais les trachéides primaires, au lieu d'avoir une course parallèle au tronc, ont, en général, un parcours oblique, spiralé, ce qui rappelle les Cycadales. Les stèles externes peuvent s'unir et former des stèles très allongées (en coupe transversale) ou même en anneau enfermant les stèles plus petites internes (*Medullosa stellata*) (fig. 295, F). Enfin, un ou plusieurs anneaux libéro-ligneux supplémentaires peuvent entourer ces ensembles. On remarque que les structures compliquées existent surtout chez les Médullosacées plus récentes.

Le bois secondaire a un développement inégal; la partie centrifuge est souvent plus puissante que la partie centripète, mais elle peut manquer chez certaines stèles (*M. porosa* [fig. 295, H]). Chez *Rhexoxylon* (p. 293), il rappelle beaucoup celui des Conifères.

Les rachis des frondes (fig. 295, I, J) ont une structure qui rappelle beaucoup celle des Monocotylédones; aussi ces organes ont-ils souvent été considérés comme restes de ces végétaux, mais la structure parfois mésarche des faisceaux et le bois habituellement en totalité centripète sont des caractères distinctifs. Il y a un hypoderme typique de Cycadales.

Les racines peuvent atteindre un diamètre de 1 cm. et plus. Elles sont généralement triarches, avec formations secondaires, sauf en face des faisceaux de protoxylème (*M. anglica*).

L'appareil sécréteur est formé de canaux (*Medullosa*) ou de poches (*Sutcliffia*).

L'appareil ♀ des Médullosacées. — Les ovules attribués aux Médullosacées ont reçu, comme nous l'avons vu, de nombreux noms. KIDSTON découvrit que les frondes de *Neuropteris heterophylla* portent des « graines » semblables à celles qui avaient été décrites sous le nom de *Rhabdocarpus*; GRAND'EURY associe les « graines » *Pachytesta* et les frondes d'*Alethopteris*; P. BERTRAND rapproche *Neuropteris gigantea*, et HALLE, *Alethopteris grandifolia*, de *Hexapterospermum*. CH. A. ARNOLD et W. E. STEIDTMANN ont décrit *Rotodontiospermum illinoense* comme « graine » de *Medullosa Noei* W. E. ST., espèce appartenant au même groupe que *M. anglica*. *Alethopteris lonchitica* a des « graines » de *Trigonocarpus Parkinsoni* (HALLE) et *Alethopteris Grandini* BRONGT., des *Pachytesta* (*P. gigantea*) (1). D'une manière

(1) Parmi les appareils fructifères ♀ rattachés encore, mais avec quelque doute, aux Médullosacées, figure le g. *Strobilites* SCHIMPER et MOUGEOT, du Permien, dont les « graines » sont aplaties et ressemblent à *Samaropsis fluitans*; elles sont par paires sur la face inférieure de bractées laciniées. Ce fossile a été trouvé en compagnie de frondes de *Callipteris*, ce qui est peut-être une indication.

générale, les *Trigonocarpus* sont toujours associés aux *Alethopteris* du type *Lonchitica* et aux *Lonchopteris* du type *Briceï-rugosa*.

LOUBIÈRE a montré que la fronde d'*Odontopteris obtusa* BRONGT., du Stéphanien-Permien, porte les *Odontopterocarpus oblongus* LOUB. (1).

La nomenclature et la détermination précise de ces ovules et de leurs rapports avec les organes végétatifs est un problème très ardu.

Les ovules étaient diversement situés, soit terminalement, soit en

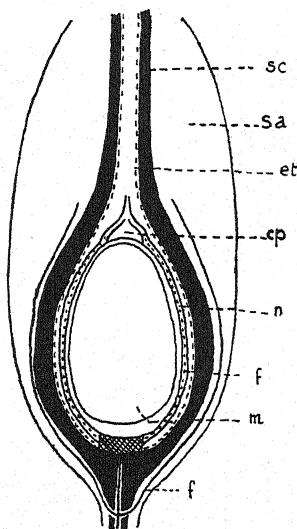


FIG. 296.

FIG. 296. — Ovule de *Trigonocarpus Parkinsoni* d'après SCOTT.

sa : sarcotesta. — sc : sclerotesta. — et : endotesta. — cp : chambre pollinique. n : nucelle. — f : couche vasculaire du nucelle. — m : macrospore. — f : funicule.

FIG. 297. — Coupe transversale à travers l'ovule de *Trigonocarpus shorensis* (d'après SALISBURY).

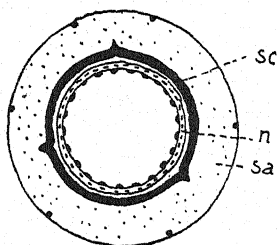


FIG. 297.

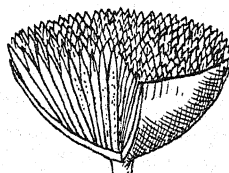


FIG. 298.

FIG. 298. — *Potonia adiantiformis* ZEILLER.

pennes; *Neuropteris ovata*, par exemple, avait des pennes d'ovules, comme *Cycas* (DARRAH).

Ils ressemblent beaucoup à ceux de *Lyginopteris*, mais sont du type *Mésocaryale*. Ils ne semblent pas avoir possédé de cupule (2) (fig. 296).

(1) Les *Odontopteris* ne sont peut-être pas des Médullosacées, car ils portaient, d'après LOUBIÈRE, des appendices (stipules ou ahlébies ?) délicats insérés sur le rachis principal, connus sous le nom de *Cyclopteris*.

(2) Cependant le g. *Ottokaria* ZEILLER (*Feistmantelia* ZEILLER; non Lester WARD), du Permo-Carbonifère gondwanien, qui désigne, selon SEWARD et P. BERTRAND, un organe cupuliforme de « graine », est attribué aux Médullosacées.

Les ovules des Médullosacées sont souvent énormes (jusqu'à 11-12 cm. de longueur) (*Pachytesta*), à symétrie généralement radiaire. La sclérotesta, par sa dureté, donne souvent aux restes fossilisés leur forme caractéristique; dans le g. *Trigonocarpus*, il est trigone, d'où le nom (fig. 296, 297).

Le micropyle est parfois très allongé (fig. 296).

Tégument et nucelle sont vascularisés.

L'appareil ♂ des Médullosacées. — Nous avons déjà dit plus haut que KIDSTON a décrit des fructifications de *Neuropteris heterophylla* (fig. 275); celles-ci sont considérées actuellement comme appareils ♂ de Médullosacées.

Selon ZEILLER, CARPENTIER, P. BERTRAND, HALLE, les restes appelés *Potonia* ZEILLER, *Plinthiotheca* ZEILLER, sont des fructifications ♂ de certaines M.

KIDSTON unit *Neuropteris Carpentieri* KIDST. et *Potonia adiantiformis* ZEILLER (fig. 298).

Des pennes fertiles de *Linopteris obliqua* BUNB., décrites par CARPENTIER et P. BERTRAND, ressemblent aussi à *Potonia*.

Les *Potonia* (fig. 298) sont des appareils à cupules emplies par de nombreux microsporangés allongés (4 mm. \times 0,5), marqués par un sillon longitudinal indiquant peut-être deux loges et mélangés avec des paraphyses. Les spores sont très petites (0.05-0,065 mm.), rondes et en tétrades.

Les formes gravitant autour de *Potonia* ont été réunies par HALLE, sous le nom de *Potonièniées*. Elles sont toutes caractérisées par des spores très petites, rondes et en tétrades. Elles sont vraisemblablement les appareils ♂ de *Neuroptéridées paripennées* (HALLE).

On attribue encore aux M. les fructifications ♂ décrites sous les noms de *Codonothea* SELLARDS, *Whittleseya* NEWBERG, *Boulaya* CARPENTIER, *Dolerophyllum* SAPORTA, *Goldenbergia* HALLE, etc., caractérisées par des microspores relativement grandes, ellipsoïdales et bilatérales, et groupées sous le nom de *Whittleseyées* (HALLE). Selon HALLE, il est probable que les W. sont les appareils ♂ de *Neuroptéridées imparipennées* (du type *heterophylla*) et de quelques Aléthoptéridées.

Les *Codonothea*, du Carbonifère de l'Illinois, sont des appareils à microspores en forme de coupe (fig. 299). Chaque segment est un microsporangé contenant des spores ovales, typiquement cycadéennes, avec un sillon longitudinal. Selon SELLARDS, *C. caduca* serait l'appareil ♂ de *Neuropteris decipiens*.

Le g. *Whittleseya*, du Westphalien, se présente sous forme de petits synanges en clochettes denticulées et côtelées (fig. 300), formées par la conorescence d'un grand nombre de microsporangés allongés. Les

spores sont elliptiques, grosses (0,2-0,25 mm. de longueur) et ornées de 2-3 lignes longitudinales. Ces appareils évoquent *Yarravia* ; aussi



FIG. 299.

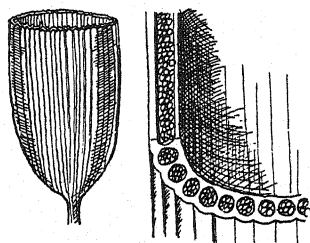


FIG. 300.

FIG. 299. — *Codonotheca caduca*. Fragment de l'organe ♂ (grand. nat.) et spores ($\times 6$; d'après SELLARDS).

FIG. 300. — *Whittleseyia elegans* (d'ap. HALLE).

FIG. 301. — *Aulacotheca elongata* (d'ap. HALLE).



FIG. 301.

est-ce la raison pour laquelle HALLE se demande si ce dernier genre ne représente pas la Ptéridospermée la plus ancienne que nous connaissions et non une Psilophytinée (voir p. 125).

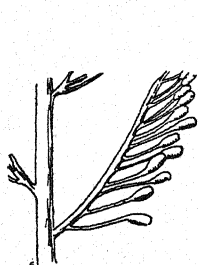


FIG. 302.

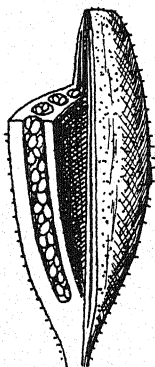


FIG. 303.

FIG. 302. — *Goldenbergia glomerata* (d'après HALLE).

FIG. 303. — *Dolerotheca fertilis* (d'après HALLE).

Les *W.* appartiennent aux *Alethopteris*. *W. elegans* est probablement l'organe ♂ d'*Alethopteris grandifolia* (HALLE).

Le g. *Boulaya* CARPENTIER (*B. fertilis* [KIDST.] CARP.), du Westpha-

lien, est voisin de *Whittleseya*. Ce sont des synanges piriformes qui ressemblent à ceux de *Goldenbergia* (fig. 302). Il appartient aussi à des *Alethopteris*. *B. fertilis* est l'organe ♂ d'*A. Serli*.

Le g. *Aulacotheca* (fig. 301) paraît également voisin de *Whittleseya*.

Le g. *Dolerophyllum* SAPORTA (*Dolerotheca* HALLE), du Westphalien-Permien, encore énigmatique, a été pris pour un fossile de Monocotylédone, ou pour une *Næggerathia*, ou considéré comme un précurseur des Angiospermes (SAPORTA et MARION). Enfin, FLORIN le tient pour une Cordaïtale. C'est apparemment une Médullosacée.

Les organes de fructifications ♂ étaient en disques très épais, probablement charnus. Des sacs sporifères étroits étaient disposés verticalement dans ces réceptacles (fig. 303).

RENAULT ayant trouvé des microspores identiques à celles de *D.* sur les ovules (graines) appelées par lui *Aetheotesta elliptica*, a émis l'opinion que ces derniers représentent l'appareil ♀ du genre.

Le g. *Goldenbergia* HALLE (*G. glomerata* HALLE = *Rhabdocarpus glomeratus*), du Carbonifère de la Sarre (fig. 302), représente des sortes de capsules (synanges) ovales (de 6-8 mm. \times 3,4) longuement pédunculées, à sommet tronqué, à surface lisse, mais finement spinescente, creuses, formées d'une épaisse membrane dans laquelle sont noyés les sporanges contenant les spores (0,3-0,4 mm.), elliptiques et ornées de 1-3 lignes longitudinales.

Ces « capsules » sont insérées unilatéralement, comme des pennes, sur les rameaux nus et finement épineux. Leur déhiscence était apicale.

Les microspores des Médullosacées sont multicellulaires.

Medullōsa COTTA. — Les *Medullosa* ont vécu du Westphalien au Permien inférieur. C'étaient parfois de grands végétaux (jusqu'à 8 m. de hauteur).

Ces Ptéridospermées, si nous faisons abstraction du bois secondaire, ont une structure plus filicéenne que phanérogamique (fig. 295).

On distingue nettement, dans l'ensemble, deux groupes : l'un avec les espèces les plus anciennes, à structure relativement simple; l'autre, plus récent, à anatomie complexe. Au premier groupe appartiennent *M. anglica*, *M. pusilla* et *M. centrofilis* (1); au deuxième, *M. stellata*.

Les *M.* sont toutes polystéliques. Chaque stèle est composée de bois primaire à protoxylème mésarche ou exarche entouré de bois secondaire et de liber. Le bois secondaire centrifuge est souvent plus abondant que le bois centripète (*M. Solmsi* var. *lignosa* [fig. 295, E]), nul chez *M. porosa* (fig. 295, H).

(1) SCHUSTER, dans *Englers bot. Jahrb.* (1931), en raison des faibles différences anatomiques entre les espèces anciennes et pour bien les séparer des Médullosées permienues plus complexes, propose de les unir dans un genre qu'il appelle *Scottiella*.

Les stèles externes peuvent s'anastomoser. Des rayons interrompent, comme chez les Cycadales, la ceinture de bois secondaire.

La structure primaire est, à part certains détails, identique à celle d'*Heterangium*.

Le trait anatomique le plus frappant des *M.* est l'existence presque générale des petites stèles plus ou moins nombreuses au centre des tiges (*M. stellata* et autres) (fig. 295, C, F, G). *M. anglica* n'en possède pas; c'est une exception.

Dans le détail, la structure est très variée. Pour la distinction des diverses espèces et formes, la structure des stèles externes est importante.

L'écorce possède des formations secondaires qui peuvent, dans les tiges âgées, constituer le seul tissu cortical, avec des faisceaux libéro-ligneux supplémentaires de petite taille et de nombreux canaux sécréteurs (non des cellules sécrétrices), comme chez les Lyginoptéridacées. Enfin, on y remarque un grand nombre de traces foliaires.

Ces dernières sont émises par la partie primaire des stèles externes qui entourent les petites stèles centrales. Elles sont d'abord concentriques et plus ou moins pourvues de formations secondaires, mais ultérieurement elles perdent celles-ci et se divisent un grand nombre de fois. Un grand nombre de faisceaux pénètrent ainsi dans le pétiole (1).

Les frondes de *M.* ont un feuillage d'*Alethopteris*, *Neuropteris*, *Odonopteris* (2), etc. Les pétioles s'appellent *Myeloxylon*. Pour leur structure, voir page 287 et figure 295 (I, J).

Colpoxylon BRONGNIART. — Ce genre permien est connu par des fragments de tiges qui ont sensiblement la structure de *Medullosa Leuckarti*, mais sans les petites stèles centrales. On a attribué à ces tiges des frondes et des « graines » connues sous les noms d'*Alethopteris Grandini* BRONGT. et *Pachytesta* BRONGT.

Sutcliffia SCOTT. — *Sutcliffia* (*S. insignis* SCOTT), du Westphalien, est une des Médullosacées les plus simples connues à ce jour. Ce genre représente une Médullosacée à structure très simple, non polystélisque, avec une seule stèle centrale, et sans moelle, avec formations secondaires. Les émissions foliaires, se séparant de cette stèle centrale, se ramifient en un appareil vasculaire du type *Myeloxylon*.

Rhexoxylon BANCROFT. — Ce genre, du Permo-Carbonifère-Rhétien de l'Afrique du Sud, est connu par une espèce, *R. africanum* BANCROFT. Les tiges, seules connues, ont à la fois des caractères anatomiques de Médullosacées et de Conifères. Elles sont polystéliques et rappellent, dans l'ensemble, la structure de *Medullosa Solmsi* var. *lignosa* (fig. 295, E); mais le bois secondaire est très compact, formé de trachéides aréolés, comme chez les *Araucaria*, avec rayons médullaires unisériés et bas, comme chez les Conifères.

On n'est pas sûr que *Rh.* soit une Médullosacée (WALTON).

Le g. *Antarcticoxylon* SEW., du Trias, fait partie des *Rhexoxylon* (SEWARD, WALTON).

(1) 70 à 80 pour un rachis de 4 cm. de diamètre de *M. anglica*.

(2) Voir note infrapaginale, p. 289.

Ptéridospermées imparfaitement connues ou critiques.

Mégaloxylacées. — Cette famille est représentée par le g. *Megaloxyylon* SEW. du Westphalien. On n'en connaît qu'une espèce, *M. Scotti* SEW. Son bois primaire est cloisonné et évoque la moelle des Cordaïtales.

Rhétinangiacées. — 1 genre et 1 espèce. *Rhetinangium Arberi* GORDON, du Carbonifère inf. de Pettycur, est connu par la tige, la base des pétioles et la racine. La tige a une stèle d'*Heterangium*, mais exarche, avec formations secondaires lâches en face de chaque paquet primaire.

Le pétiole est très enflé à la base et rappelle celui de *Mimosa pudica*. On peut se demander, si ce caractère n'indique pas que cette plante pouvait exécuter des mouvements. Plusieurs cordons vasculaires exarches pénètrent dans le pétiole, mais il n'y a pas de formations secondaires.

Les racines sont tétrarches, avec beaucoup de formations secondaires.

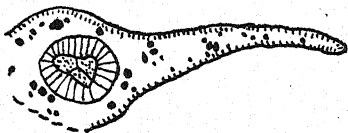


FIG. 304.
Tige (aplatie)
de *Stenomyelon*
tuedianum KIDST.

Sténomyélacées. — Cette famille comprend un genre (*Stenomyelon* KIDST.) et deux espèces du Carbonifère inf. d'Ecosse. On en connaît la tige, le rachis de la fronde et des portions de pennes.

La tige (*St. tuedianum* KIDST. : fig. 304) a une stèle formée de bois primaire disposé en triangle, probablement triarche, à protoxylème indistinct, mais théoriquement exarche, entourant une moelle très réduite; le bois secondaire est sillonné de rayons médullaires assez larges et hauts.

Il existe un hypoderme formé de fibres alternant avec du parenchyme.

Les traces foliaires sont émises par les sommets des cônes ligneux primaires. Elles sont pourvues d'un protoxylème distinct, d'abord exarche, puis mésarche, et d'un abondant bois secondaire qu'elles conservent longtemps.

En traversant l'écorce, elles se divisent plusieurs fois.

La feuille paraît avoir été simple, à limbe épais, avec un hypoderme comportant des massifs scléreux, et plusieurs faisceaux vasculaires.

Cycadoxylacées. — On a décrit deux genres appartenant à cette famille: *Cycadoxyylon* REN. et *Ptychoxyylon* REN.

La famille est anatomiquement caractérisée par la présence, dans la moelle, de cordons libéro-ligneux inverses.

Le g. *Cycadoxyylon* est du Carbonifère sup. et du Permien; *Ptychoxyylon* est permien.

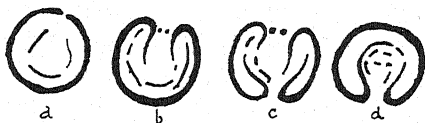
Ce dernier peut servir de type. Il a une écorce avec nombreux canaux sécréteurs et un périoderme remplaçant l'hypoderme, si fréquent chez les genres précédents (*Stenomyelon*, *Myeloxylon* et d'autres encore). La vascularisation est très curieuse, composée de faisceaux libéro-ligneux très longs, étroits, serpentiformes, repliés sur eux-mêmes et interrompus de temps à autre par les sorties; certains sont inverses.

Le jeu des émissions foliaires est accompagné de soudures et de séparations successives, avec fragmentations, ce qui détermine les figures anatomiques si curieuses.

Dans la figure 305 *a*, il y a un cylindre externe à bois centrifuge presque continu avec une brèche foliaire; au centre, trois cordons libéro-ligneux avec bois centripète.

A un niveau supérieur (*b*), la brèche foliaire est plus grande; il y a une trace foliaire double formée de deux cordons avec bois primaire centripète et du bois secondaire. Les extrémités libres du cylindre externe se soudent avec les deux cordons médullaires latéraux de la figure *a*, en même temps que le troisième faisceau central s'allonge et se fragmente. Dans la troisième

FIG. 305.
Emission foliaire
chez *Ptychoxylon*
(pris dans SEWARD).



section (*c*), il se prépare une nouvelle émission foliaire, ce qui nécessite une nouvelle fusion de l'arc externe rompu avec quelques faisceaux médullaires. Enfin, dans la quatrième section (*d*), la première brèche foliaire se ferme, les extrémités des bandes libéro-ligneuses sont séparées et forment le cercle médullaire interne, puis le cycle reprend en observant ces divergences foliaires de $3/8$. La fragmentation des bandes libéro-ligneuses explique l'orientation inverse de certaines d'entre elles.

Calamopityacées. — Cette famille comprend 3-4 genres qui ont vécu du Dévonien sup. au Carbonifère inf.

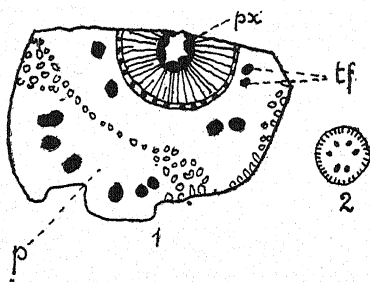


FIG. 306.

FIG. 306. — *Calamopitys Saturni*.
px : protoxylème. — tf : trace foliaire. — 1 : tige avec base d'un pétiole (p).
2 : section d'un pétiole (d'après SOLMS-LAUBACH).

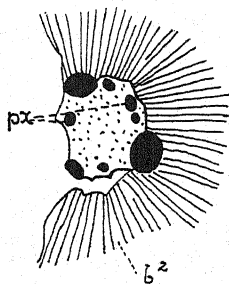


FIG. 307.

FIG. 307. — Fragment de tige d'*Eristophyton fasciculare* ZAL.
px : protoxylème (d'après SCOTT).

Calamopitys UNGER. — Ce genre a vécu du Dévonien sup. au Carbonifère inf. On en connaît plusieurs espèces sous forme de tiges et de pétioles.

Ces tiges ont une moelle entourée de bois primaire mésarche formant un anneau plus ou moins continu, et de bois secondaire aréolé parcouru par des rayons médullaires plus ou moins larges et très hauts (fig. 306, 1). Cer-

taines espèces, *C. annularis* UNGER, *C. americana* SCOTT et JEFFREY, ont, de plus, des paquets de trachéides dans la moelle, ce qui rappelle *Heterangium*.

Les pétioles (*Kalymma* UNGER, *Calamopteris* SCOTT et JEFFREY) sont formés de parenchyme consolidé extérieurement par un hypoderme du type *Myeloxylon* et parcourus par six petits faisceaux issus de la ramification de la trace vasculaire primitive (fig. 306, 2). Celle-ci est simple à l'émission et bifurque, en traversant le bois secondaire, comme chez *Lyginopteris*.

Eristophyton ZAL. — Ce genre (2 espèces), du Carbonifère inf., diffère des *Calamopitys* principalement par le bois primaire, mésarche (*E. fasciculare* [SCOTT] ZAL.), isolé et noyé dans la moelle pourvue de paquets scléreux (fig. 307). Au moment de l'émission, les faisceaux primaires s'approchent du bord de la moelle.

SCOTT a réuni en un seul genre les *Calamopitys* et *Eristophyton* qu'aucun caractère absolu ne sépare quand on compare toutes les espèces.

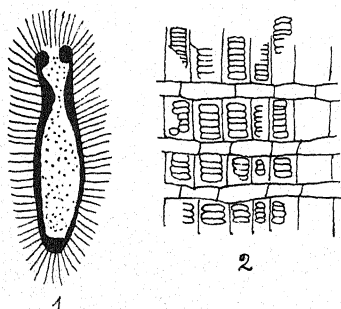


FIG. 308.

Protopitys Buchiana GOËPP.

1 : partie centrale de la tige montrant la moelle, le bois primaire (noir) et le bois secondaire qui l'entoure.

2 : section radiale longitudinale du bois secondaire avec ses aréoles et ses rayons médullaires

(d'après SOLMS-LAUBACH).

Endoxylon (KIDST.) SCOTT. — Ce genre du Carbonifère inf. diffère des deux précédents par la zonation de ses tissus, ses rayons médullaires très bas, sa moelle très développée, dépourvue de nids scléreux ou de trachéides. Le protoxylème est endarche.

Protopityacées. — La famille comprend 1 genre et 1 espèce (*Protopitys Buchiana* GOËPP.; *Araucarites Buchianus* GOËPP.; *Pinites Goëpperti* UNGER, *Dadoxylon Buchianum* ENDL.), du Dévonien sup.

Cette espèce (fig. 308) forme des troncs puissants avec pseudo-zones d'accroissement, caractérisés par une moelle elliptique entourée d'une couche de bois primaire tapissant le bois secondaire, plus épaisse aux deux pôles de l'ellipse où sont aussi émises les feuilles. Le bois primaire est constitué par des trachéides de gros diamètre ornés, sur toutes leurs parois, de ponctuations scalariformes. Aux deux pôles de l'ellipse, le bois primaire est en mélange avec du parenchyme médullaire.

Le bois secondaire est dense, à pseudo-zones d'accroissement, semblable à celui des Conifères, mais en différant par ses aréoles habituellement étirées transversalement, intermédiaires entre l'aréole typique et l'ornementation scalariforme.

Les rayons médullaires sont très étroits et bas (larges d'une cellule et hauts de 1-3); leurs cellules étaient également ponctuées-aréolées.

Les traces foliaires partent des pôles de l'ellipse du bois primaire en ouvrant l'anneau. Elles se divisent en deux à la sortie. On n'y a pas vu de protoxylème; celui-ci est probablement central.

L'émission a lieu suivant deux génératrices. Les *P.* avaient donc des paires de feuilles insérées sur deux génératrices opposées. Ce mode de sortie évoque les Zygoptéridales.

Ce genre est très intéressant par ses caractères à la fois de Ptéridophytes (bois primaire scalariforme; phyllotaxie filicéenne) et de Cordaïtes ou de Gymnospermes (bois secondaire).

Nous citerons, enfin, pour terminer un certain nombre de genres intéressants à certains titres.



FIG. 309.

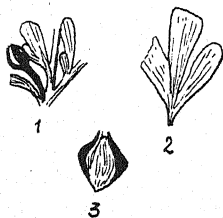


FIG. 310.

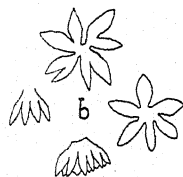
FIG. 309. — Ovule d'*Eremopteris* [*Samaropsis* (*Cardiocarpon*) *acuta*] ($\times 2$; pris dans SEWARD).

FIG. 310. — *Wardia* (*Aneimites*) *fertilis* WHITE.

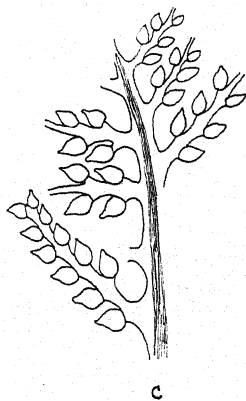
1, 2 : fragments fertile et stérile. — 3 : une « graine » ($\times 2$; d'après SEWARD).



a



b



c

FIG. 311.

FIG. 311. — *Sphenopteris zamiioides* P. BERTR.

a : penné ($\times 7,5$). — b : sores de microspores en clochettes ou étoilés. — c : fronde ♀ avec pinnules de 2^e ordre renflées et qui portent des ovules du type *Samaropsis acuta* (fig. 309) (d'après CORSIN).

Pecopteris BRONGT. — Beaucoup de *P.* sont des Ptéridospermées (1). L'espèce de *P.*, Ptéridospermée la plus connue, est *P. Pluckenetii* déjà citée, du Carbonifère sup. et du Permien (fig. 280, 283). Nous en avons étudié les ovules p. 276.

Palaeopitys McNAB. — Ce genre est connu par le bois d'une espèce, *P. Milleri* McNAB, du Dévonien moyen. Il est caractérisé par une protostèle vraie entourée de bois secondaire, combinaison rare, que nous n'avons rencontrée jusqu'ici que chez *Lepidodendron pettycureense*. C'est une des structures les

(1) Ce genre comprenait aussi, avant qu'il eût été révisé, un certain nombre de Fougères (voir p. 250).

plus archaïques qui ait été rencontrée chez les Ptéridospermées. Aussi sa nature ptéridospermienne est-elle encore discutée.

Eremopteris SCHIMPER. — *E. (Sphenopteris) artemisiaefolia* (STERNBG.) SCHIMPER, du Carbonifère, à frondes sphénoptéridiennes, portait des « graines » décrites sous le nom de *Samaropsis (Cardiocarpon) acuta* LINDL. et HUTT. (fig. 309) (voir encore le g. *Sphenopteris* ci-dessous).

Wardia WHITE. — *W. (Aneimites) fertilis* WHITE a des frondes à folioles cunéiformes. Les « graines » sont au sommet de pédoncules grêles entremêlés de pennes à pinnules rhomboïdales (fig. 310). L'aile est probablement un tégument charnu, écrasé.

Sphenopteris BRONGT. — *Sph. (Pteridozamites) zamioides* (P. BERTRAND) CORSIN (fig. 311), du Westphalien sup., a des frondes comportant un rachis ailé et des pennes alternes et lobées, dentées ou pennées à la base, subopposées et effilées-lancéolées, très décurrentes, avec une belle nervation dichotome sans nervure principale.

Les fructifications ♂ sont en groupes en étoile ou clochette de 5-6 microsporangés uniloculaires très petits (diamètre du groupe étalé : 2 mm.) portés par des pédoncules très longs.

Les fructifications ♀ sont en frondes, semblables aux frondes stériles, mais à limbe très réduit autour des nervures principales des pennes primaires et secondaires. Le limbe des pinnules se transforme en renflements qui sont, selon CORSIN, les points d'attache des fructifications. Les ovules sont semblables à ceux décrits par LINDLEY et HUTTON sous le nom de *Samaropsis acuta* (fig. 309), mais plus petits.

Cette Ptéridospermée est voisine des *Eremopteris*, mais elle a des frondes, des microsporangés, des ovules, qui rappellent les Cycadales. La fronde fertile ♀ peut être interprétée comme une « fronde composée » fertile de *Cycas revoluta*. Ces traits placent cette espèce dans une situation intermédiaire entre les Ptéridospermées et les Cycadales.

Mariopteris ZEILLER et **Diplotmema** STUR. — Les *M.* sont des frondes très répandues (*M. muricata* SCHLOTH.) dans le Carbonifère moyen. C'étaient probablement des lianes à frondes très particulières par leurs pennes de 1^{er} ordre doubles (fig. 312).

GO THAN, BENSON, pensent que les « graines » (ovules) décrites sous le nom de *Calathiops Bernhardtii* BENS. appartiennent à ce genre.

Le g. *Diplotmema*, répandu également au Carbonifère, a des frondes semblables. *D. alata* KIDST. (*Sphenopteris alata* BRONGT.), du Westphalien sup., a des « graines » d'*Hexagonospermum*; ses organes mâles ont reçu le nom de *Calymmatotheca alata* ZEILLER (1).

Callipteris BRONGT. et **Callipteridium** E. WEISS. — Ces 2 genres, du Carbonifère sup. au Permien, ont des rachis principaux ailés entre les pennes primaires (fig. 313). D'après GRAND'EURY, ils portaient, comme appareils ♀, des *Sphaerospermum*.

Certains *Callipteris* sont des Médullosacées (p. 286).

Sphenopteridium SCHIMPER et **Diplopteridium** WALTON (*Calathiops* GOËPP. em. BENS.; *Alcicornopteris* KIDST.). — Les genres *Sph.* et *D.* ont fait l'objet

(1) Cette espèce, selon CORSIN, désignerait plutôt un groupe d'espèces.

d'études récentes de BENSON. Des organes fertiles de *Sph. affine*, *Sph. bifidum* et *D. Teillianum*, espèces de Carbonifère inf. et moyen, ont longtemps été

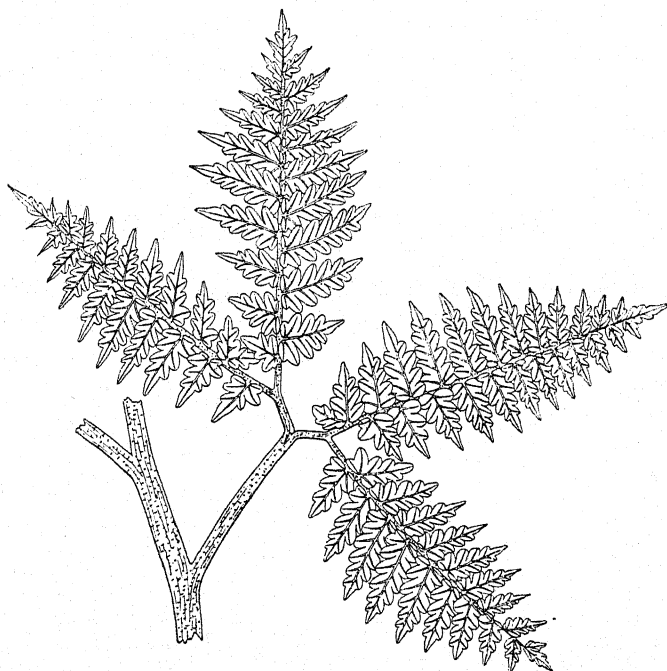


FIG. 312. — Fronde de *Mariopteris muricata*, du Westphalien (d'ap. ZEILLER).

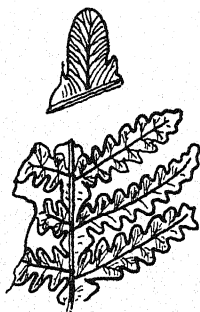


FIG. 313.

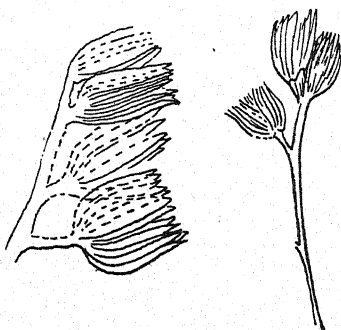


FIG. 314.

FIG. 313. — Fragment de fronde de *Callipteris*.

FIG. 314. — « Inflorescence » de *Schützia* (cf. *Bennieana* KIDST.) (d'ap. RENAULT).

considérées comme appareils reproducteurs ♂, jusqu'à ce qu'on ait reconnu leur nature ovulaire. Ces soi-disant microsynanges, qui étaient connus sous

le nom de *Telangium* (1), se sont révélés être des amas d'ovules devant être rangés, en partie, avec le genre *Calathiops* (2).

Les *Calathiops* ainsi précisés et débarrassés de leurs membres douteux désignent donc des appareils ♀ de *Sphenopteridium* et *Diplopteridium*, deux genres que l'on peut réunir.

Les *Sph.* ont des frondes dichotomes portant des pennes sphénoptéridiennes. Les ovules étaient tous cupulés, densément glomérulés au bout des rameaux. Ils étaient en amas serrés, comprenant parfois plusieurs centaines.

Cette organisation est très intéressante, parce qu'elle montre que, dès le Carbonifère, la densité de la ramification des parties fertiles d'une espèce pouvait être telle qu'elle produisait une véritable inflorescence donnant déjà l'impression d'une fleur.

Schützia H. B. GEINITZ (*Antholithus* BRONGT.) (3). — On désigne sous ce nom des tiges qui portent des grappes d'organes fertiles rappelant des chatons ou des capitules (fig. 314). On en connaît plusieurs espèces ayant vécu du Carbonifère inf. au Permien.

Ce genre est encore mal connu, et il n'est peut-être pas homogène. Certains *Schützia*, selon SCHUSTER, seraient pollinifères et représenteraient donc des organes ♂, probablement de Ptéridospermées.

Miss BENSON a récemment apporté des documents nouveaux très intéressants au sujet d'une espèce, *Sch. Bennieana* KIDST., du Carbonifère inf., montrant que certains *Sch.* représentent un appareil ovulaire et non mâle formé de nombreux ovules glomérulés, comme chez les *Calathiops*. La structure de ces ovules est unique de son genre. En effet, au lieu de renfermer une seule macrospore nettement plus grande que les microspores, ces ovules en contiennent plusieurs, de taille et de forme identiques à celles des microspores (fig. 315). De plus, ces spores d'ovules sont cutinisées autant que des microspores; elles ont donc retenu quelque chose de leur nature cryptogamique originelle. Cette structure explique comment on a confondu ces macrospores avec des microspores.

Nous sommes ici en présence d'une Ptéridospermée morphologiquement isosporée, ce qui est un fait très intéressant en lui-même. De plus, l'ovule de *Sch.* montre nettement qu'il est composé d'un sporange-nucelle qui est la partie contenant les spores, et d'une enveloppe, le tégument-sporophylle.

Sch. Bennieana, par ses ovules, se place parmi les Préphanérogames, mais on pourrait tout aussi bien considérer cette plante comme une Cryptogame vasculaire dont les sporophylles densément groupés se seraient enroulés autour des macrosporangies pour en former le tégument protecteur.

Schützia anomala GEINITZ (Perm.) est la fronde fertile de *Sphenopteris germanica* WEISS.

Zeilleria KIDST. — Ce genre du Carbonifère inf.-sup., a eu des vicissitudes diverses. Le fossile est connu sous forme de folioles (fig. 316) avec synanges

(1) Tous les *T.* ne sont pas à classer sous cette rubrique. *T. Scotti* BENSON, par exemple, serait un appareil ♂ de *Lyginopteris* (p. 281). *T. affine* lui-même a récemment été mis en rapport aussi avec *Tetrastichia* (p. 281).

(2) Tous les *Calathiops* n'appartiennent pas aux genres *Sphenopteridium* et *Diplopteridium*.

(3) Le nom d'*Antholithus* BRONGT. a été appliqué à des restes variés. *A. permienensis* REN. est très probablement un *Schützia*. D'autres *A.* sont des restes de *Lepidopteris* SCHIMPER (p. 311), de Cordaitales (*A. Pitcairniae* LINDL. et HUTTON) et de Caytoniales (p. 304).

aux extrémités de leurs nervures. Il a été classé tantôt parmi les Ptéridospermées, tantôt parmi les Fougères (Marattiales).

NATHORST a prouvé que les synanges sont des groupes de sporanges et non des cupules de « graines ».

HALLE, en étudiant récemment plusieurs espèces du genre, a montré que ces synanges possèdent une cavité centrale, comme chez les Whittleseyées (p. 290), et 4-7 sporanges groupés en cercle contenant des spores minuscules. Le sporange éclate en valves qui donnent l'impression d'une cupule.

Malgré cette ressemblance avec les Whittleseyées, les *Z.* ne peuvent être considérées comme appartenant à ce groupe en raison de la petitesse extrême de leurs spores qui rappelle plutôt les *Potonia*.

Selon HIRMER, il n'est pas exclu que les *Z.* soient des Fougères, car les synanges de ces plantes ressemblent beaucoup à ceux de *Chorionopteris gleichenioides* CORDA, considéré par KUBART comme étant le sporange d'*Anacho-*

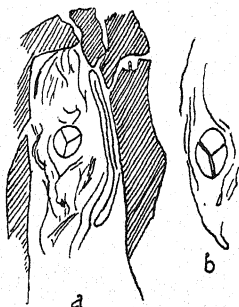


FIG. 315.

FIG. 315. — Ovule de *Schützia Bennieana* KIDST, avec plusieurs macrospores cutinisées semblables à des microspores (d'après BENSON).

FIG. 316. — *Zeilleria*. Pin- nules avec synanges et un synange en coupe montrant son organisation (d'après KIDSTON et HALLE).

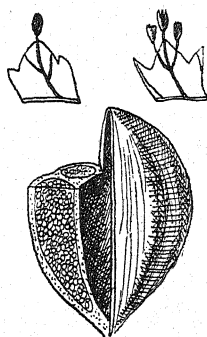


FIG. 316.

ropteris pulchra CORDA (Inversicaténales). Le synange de cette Fougère (fig. 238) est moins creux que celui de *Z.*

Taeniopteris BRONGT. et **Megalopteris** DAWSON, SCHENK. — Le genre *T.* (fig. 317), que l'on trouve à partir des couches les plus récentes du Carbonifère sup. et du Permien inf. (1), groupe des formes de frondes en général simples, à nervation secondaire dichotome. Les fructifications sont incon- nues. On suppose que ces frondes appartiennent à des Ptéridospermées, mais il est très probable que certaines relèvent de genres très divers et même d'autres groupes, tels les Cycadales, Bennettiales, Nilssoniales et même les Fougères (2). C'est un des nombreux genres de formes que les découvertes ultérieures démembreront rationnellement.

Le g. *Megalopteris*, du Dévonien moyen (cf. ZEILLER) et du Carbonifère inf., a des frondes taenioptéridiennes, mais pennées, et les pennes sont décurren- tes.

(1) L'incertitude de l'attribution de ces frondes ne permet pas de fixer jusqu'à quelle époque les *T.* ont existé. On trouve des frondes du type *T.* jusqu'au Wealdien.

(2) *T. vittata* BRONGT. serait, selon H. THOMAS, le feuillage de *Williamsoniella coronata*, Bennettitale du Jur. moyen.

Glossopteris BRONGT., **Linguifolium** ARBER et **Gangamopteris** MCCOY. — Le g. *Glossopteris*, de l'époque permo-carbonifère gondwanienne jusqu'au Rhétien, est connu par des feuilles simples linguiformes (fig. 318), à limbe insensiblement atténué à la base, avec une nervure médiane nette et des nervures latérales obliques, arquées, anastomosées en fin réseau, à mailles allongées. Il y avait aussi, avec ces frondes relativement grandes, des feuilles

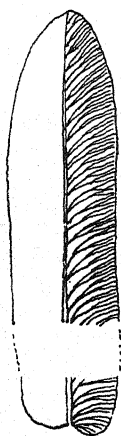


FIG. 317.

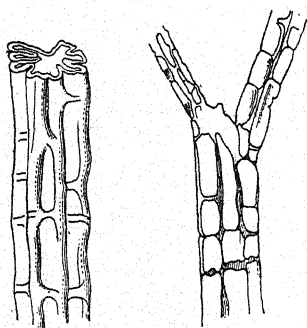


FIG. 319.

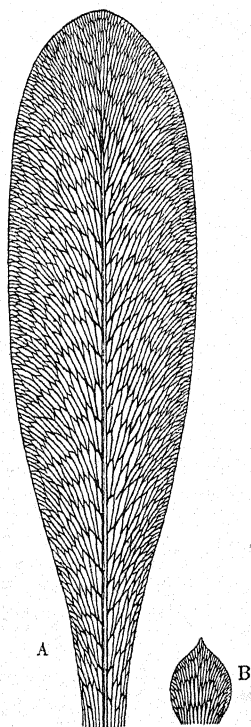


FIG. 318.

FIG. 317. — Fronde de *Taeniopteris*.

FIG. 318. — Feuilles de *Glossopteris Browniana* BRONGT. (d'après ZEILLER).

FIG. 319. — *Vertebraria indica* ROYLE (d'après ZEILLER).

en écaille, mais sans nervure médiane. Ces feuilles étaient insérées en verticilles sur de courts rhizomes appelés *Vertebraria* ROYLE, marqués de sillons longitudinaux plus ou moins profonds, coupés çà et là par des plis transversaux correspondant aux insertions de frondes (fig. 319), ou des tiges appelées *Blechnoxylon* ETTERIGE, à cicatrices foliaires transversales très rapprochées. Le pollen était ailé (*Pityosporites* SEW.) et rappelle celui des Sapins.

Les tiges ayant des formations secondaires, on suppose que les *Glossopteris* sont des Ptéridospermées, mais on ne sait rien de précis des appareils reproducteurs. Le bois secondaire des *Vertebraria* est typiquement gymnospermien.

On a attribué aux *Glossopteris* des « graines » appelées *Nummulospermum* WALKOM et *Carpolithes* (*C. Mulleri* FEISTM.), mais les relations entre ces frondes ne sont pas démontrées suffisamment pour que nous en soyons sûrs.

Le g. *Glossopteris* est typiquement gondwanien et n'a poussé qu'une petite pointe vers le Nord (Russie et Sibérie). Les espèces les plus connues sont *G. indica* SCHIMPER et *G. Browniana* BRONGT.

Le g. *Linguiifolium* ARBER, du Rhétien de la Nouvelle-Zélande et du Chili,

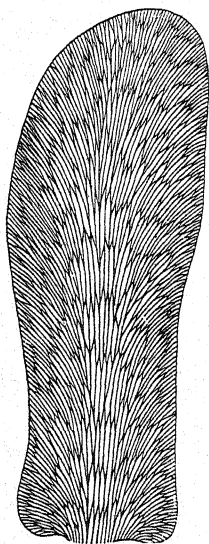


FIG. 320.

FIG. 320. — Fronde de *Gangamopteris cyclopteroides* FEISTM. (d'après ZEILLER).

FIG. 321. — Feuillage de *Thinnfeldia* ETT. (d'après GOTHAN).

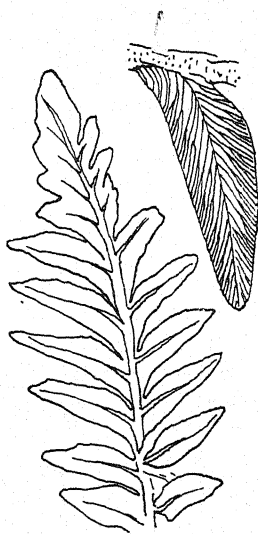


FIG. 321.

est très voisin de *Glossopteris*, mais il n'a pas la nervation réticulée de celui-ci.

Le g. *Gangamopteris* MCCOY a une fronde glossoptéridienne typique, mais non pétiolée, à bords parallèles et sans nervure médiane (fig. 320). C'est, comme *Glossopteris*, un genre de l'époque gondwanienne qui s'est étendu jusqu'en Sibérie.

Thinnfeldia ETTINGHAUSEN. — Ce genre, qui a vécu du Trias sup. au Crétacé inf., a des frondes de taille variable, à folioles ovales semi-circulaires ou linéaires, à limbe épais coriace, simplement pennées ou bi-pennées, à nervure médiane s'épanouissant plus ou moins en éventail et nervures secondaires (fig. 321).

Ce genre est maintenant considéré comme Ptéridospermée; nous ignorons malheureusement tout de sa structure anatomique.

Certaines frondes de *Th.* ont été reconnues être le feuillage de *Corystospermacées* (p. 309); les autres sont encore à préciser.

Gigantopteris HALLE. — Ce genre est tantôt considéré comme Fougère (GOTHAN), tantôt comme Ptéridospermée (SEWARD et d'autres). Les frondes sont assez grandes (jusqu'à 1 m. \times 0,20), à pennes plus ou moins espacées, ondulées ou dentées et « foliole » terminale, ou pseudo-rubanées par la densité d'insertion des pennes. Dans le premier type, la nervation est densément réticulée et ressemble à celle du tabac (*G. nicotianaefolia* HALLE [1]) ou de *Lonchopteris*; dans l'autre, elle n'est pas réticulée (*G. Whitei* HALLE).

Certaines espèces (*G. americana* HALLE) avaient des frondes dichotomes.

Ces plantes sont caractéristiques de la flore infrapermienne dite flore à *Gigantopteris* d'Asie orientale et d'Amérique du Nord.

Ptilozamites NATH. — Fronde stérile d'*Hydropterangium marsilioides* HALLE, du Rhétien-Lias, qui en est l'organe ♂. Celui-ci rappelle l'appareil ♀ des Caytoniales; THOMAS classe donc ce fossile dans ce groupe (cf. p. 250), conclusion qui nous paraît injustifiée.

2. — CAYTONIALES

En 1912, THOMAS fit connaître l'existence de ce nouveau groupe de plantes découvert dans le Jurassique moyen des côtes du Yorkshire, mais qui a existé peut-être dès le Trias, si certaines attributions sont confirmées. Les restes connus sont des « graines », des fruits et des feuilles. Plus tard, en 1922, on découvrit les organes ♂; THOMAS crut être en présence d'Angiospermes primitives.

Les Caytoniales ont vécu du Rhétien au Crétacé sup.

On a identifié au moins deux genres : *Gristhorpia* THOMAS et *Caytonia* THOMAS (2); le premier ne comprend qu'une espèce : *G. Nathorsti* THOMAS; l'autre deux : *C. Sewardi* THOMAS et *C. Thomasi* HARRIS, auxquels on peut joindre *Strobilites Milleri* SEW. et BANC. et *Pramelreuthia Habermeleri* KRASSER, du Trias d'Autriche probablement Caytoniales aussi.

Les feuilles de Caytoniales sont probablement celles qui sont connues depuis longtemps sous le nom de *Sagenopteris*; les organes ♂ s'appellent *Antholithus* SEW. non BRONGT., *Caytonanthus* HARRIS.

Les Caytoniales avaient des « fleurs » unisexuées, nues, sans périanthe.

Gristhorpia THOMAS (fig. 322, a-d). — Ce genre est connu par des rachis pennés de 4-5 cm. de longueur, chaque penne étant terminée par un « fruit » subglobuleux et paraissant résulter du rabatement de l'extrémité des pennes sur elles-mêmes.

(1) Cette espèce était probablement une liane.

(2) Récemment, HARRIS a encore décrit le *g. Amphorispermum*, du Rhétien-Lias du Groënland. Ce sont des ovules isolés de C.

Ces infrutescences sont herbacées et à rachis aplatis, dorsiventrals. Ce sont, en somme, de petites frondes, mais dont les pennes, selon THOMAS, portaient des « carpelles » ou des « fruits » (fig. 322, a).

Ces « fruits » étaient probablement bacciformes. Ils sont globuleux, de 1,5-5 mm. de diamètre suivant leur âge, recourbés dès leur origine

FIG. 322.

a-d : *Gristhorpia Nathorsti*.

a : fronde fertile.

b : « carpelle » jeune.

c : « carpelle » adulte.

d : sommet de l'ovule (n° nucelle).

e-f : *Caytonia Sewardi*.

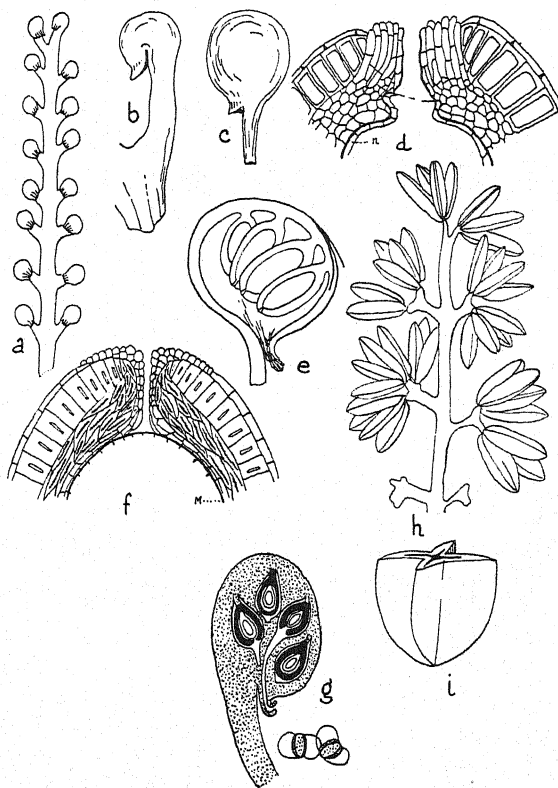
e : « carpelle » avec ovules.

f : sommet de l'ovule.

g : « carpelle » de *Caytonia Thomasi* HARRIS.

h : *Antholithus Arberi* THOMAS.

i : une anthère en coupe transversale (d'après THOMAS et HARRIS).



sur le pédoncule, en formant une sorte de stigmate rudimentaire. Ils forment ainsi une cavité close contenant les ovules probablement fixés en rangées au dos de l'organe. THOMAS a vu des microspores sur ces « stigmates ». Autrement dit, il y aurait ici, selon lui, un ovaire uniloculaire d'Angiosperme à placentation pariétale et plus ou moins clos, comme cela existe encore dans de nombreuses familles d'Angiospermes typiques (Résédacées, Violacées).

Les ovules étaient petits (2 mm. \times 1), elliptiques, plats (1), orthotropes, probablement bitégumentés, le 2^e tégument constituant, selon THOMAS, une sorte d'appareil sécréteur papilleux tapissant tout le

(1) L'aplatissement résulte peut-être des pressions subies.

micropyle (fig. 322, d). Il est cependant possible que les couches protectrices ne correspondent qu'à un seul tégument composé, comme chez les Ptéridospermées classiques. On ne sait s'il y avait une chambre pollinique et si l'ovule était vascularisé.

Le nucelle et la macrospore montrent une sorte de prolongement dans la direction du micropyle. La paroi de la macrospore est nettement différenciée. On n'a pas vu d'embryon.

Caytonia - *C. Sewardi* THOMAS. — Les appareils ♀ étaient, comme chez *Grithorpha*, portés par de petites frondes grêles, pennées, de 4 cm. de longueur. Un des spécimens de ces frondes a été trouvé en connexion avec un rameau, ce qui a montré que le rachis qui porte les organes ♀ est lisse, sans trace de bractées ou d'écailles et que cette fronde est bien une fronde foliaire et non un axe fertile.

Les « carpelles » de *C. Sewardi* sont très semblables à ceux du genre précédent, mais plus trapus, moins largement pédonculés. Leur taille mesure 2-4,5 mm. de diamètre. Le « stigmate » est bien visible (fig. 322, e).

L'ensemble de la structure montre que les ovules ont dû être complètement enfermés très tôt, si jamais l'ovaire était ouvert à un moment donné. *C. Sewardi* est considéré, par THOMAS, comme une vraie Angiosperme.

Cet « ovaire » renferme 6-8 ovules fixés par paires, probablement en 2 rangées sur la paroi dorsale du « carpelle » et dans le plan du pédoncule (fig. 322, e).

Les ovules (1,5 × 0,75 mm.) sont elliptiques, plus ou moins plats, orthotropes, unitégumentés, de la forme générale de ceux de *Grithorpha*, mais protégés par une enveloppe plus complexe (fig. 322, f). THOMAS pense qu'il y avait deux téguments, l'un externe, dur, l'autre, interne, fin, tapissant le micropyle et débordant à l'extérieur. Encore ici l'existence des deux téguments n'est pas prouvée. Ces diverses couches peuvent appartenir à un seul tégument, comme chez les Ptéridospermées.

On ne sait s'il y avait une chambre pollinique. La macrospore est nettement individualisée par une membrane fortement cutinisée.

THOMAS a observé des trabécules cutinisés reliant le micropyle au « stigmate », et il pense que ceux-ci jouent un rôle comme guides du pollen germant.

On ne sait pas si l'ovule était vascularisé.

***C. Thomasi* HARRIS.** — Cette espèce du Jurassique moyen a permis à HARRIS de préciser un certain nombre de caractères que l'état de conservation des Caytoniales précédentes n'avait pas permis d'élucider. *C. Thomasi* (fig. 322, g, et 323) a des « fruits » semblables à ceux des espèces précédentes, de 5-7 mm. × 2-3 mm., mais pubescents,

ainsi que les pédoncules des fruits ; ceux-ci contiennent environ 30 ovules orthotropes à tégument épais et dur. On trouve parfois des grains de pollen du type *Antholithus Arberi* dans le tube micropylaire.

Le nucelle est très mince et paraît conrescent, au moins à la base, avec le tégument ; il forme parfois avec la macrospore un bec vers le micropyle, comme chez *Gristhorpia*.

Comme chez les espèces précédentes, on n'y a pas vu de vascularisation.

Les ovules sont noyés dans la masse du tissu du « fruit ».

L'étude de *C. Thomasi* a aussi montré que la pollinisation de cette espèce avait lieu pendant que l'ovaire était encore ouvert. De plus, malgré des recherches attentives, il n'a pas été possible de trouver

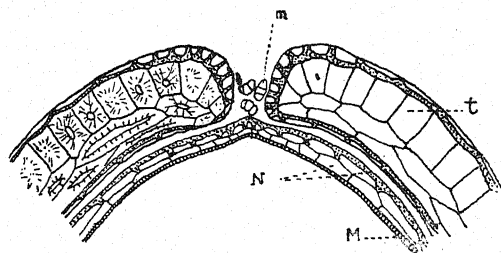
FIG. 323.
Sommet de l'ovule
de *Caytonia Thomasi*
(d'après HARRIS).

t : tégument.

N : nucelle.

M : paroi de la macrospore.

m : microspores.



dans le « fruit » des microspores ailleurs que dans les micropyles. Ceci laisse supposer que les grains de pollen étaient en quelque sorte guidés vers les ovules.

Le rôle de les guider vers le micropyle revenait probablement aux fins cordons cellulaires qui reliaient les micropyles aux « stigmates » du carpelle.

Partant de ces indications, HARRIS a reconstitué le « carpelle » de *C. Thomasi* dans la figure que nous reproduisons (fig 322, g).



Les organes ♂ des Caytoniales sont connus sous le nom de *Caytonanthus* HARRIS et d'*Antholithus* (fig. 322, h, i). Ce dernier est représenté par de petites frondes pennées, à pennes bifides, chaque extrémité portant 3-6 étamines nues, sans bractées, ni périanthe, longues de 4-7 mm. et larges de 1,5-2 mm., subsessiles, elliptiques mucronées, tétrapètes, probablement à déhiscence longitudinale. Il est difficile de se prononcer sur la structure détaillée de ces étamines. On pense qu'il y a un sac pollinique par aile, mais l'étamine pourrait aussi être uniloculaire.

La feuille des Caytoniales (*Sagenopteris*) est une feuille pétiolée, composée digitée de 3-6 folioles linéaires lancéolées ou obovales, avec une nervure médiane nette et des nervures latérales obliques et anastomosées, comme chez *Glossopteris*, ou avec une nervation en éventail, sans nervure médiane (*S. Nilssoniana*).

L'étude des cuticules et des épidermes a conduit THOMAS à attribuer *S. Phillipsi* var. *cuneata* (1) à *Caytonia*, et *S. Phillipsi* à *Gris-thorpia*.

HARRIS unit les feuilles de *S. nilssoniana* BRONGT. et *Caytonia Thomasi*.

Position systématique des Caytoniales et leurs rapports avec les autres groupes. — Les C. ont suscité un intérêt considérable, en raison de la structure angiospermoïde de leur appareil. THOMAS a cru y voir des Angiospermes primitives. Or, une étude attentive montre que ces végétaux n'ont rien de commun avec les Angiospermes et qu'ils sont, jusqu'à nouvel ordre, des Ptéridospermées typiques. Nous ignorons malheureusement presque tout de l'anatomie, mais le peu qui a pu être révélé et la morphologie externe sont significatifs.

D'abord, on n'a jamais trouvé de graines. Tout ce qui a été décrit comme tel représente des ovules. Ceux-ci sont des ovules de Ptéridospermées. La seule différence notable paraît être l'absence de vascularisation ; c'est le trait moderne de l'ovule des Caytoniales.

Les ovules sont groupés sur la surface de certaines pennes, dont l'extrémité fonctionnait comme organe protecteur, comme une indusie des *Pteris*, par exemple (2). Si cette extrémité était déroulée, il y aurait une extrémité de penne avec un « sore » allongé d'ovules. Chez les C., l'extrémité repliée des pennes est différenciée en une sorte de stigmaté. Cet organe n'est pas carpellaire, mais est simplement un dispositif favorisant la capture des microspores, rôle qui peut être dévolu aussi à des organes très divers, tels le nucelle (*Coleospermum*, *Araucaria*), le tégument (Chlamydospermales). Enfin on sait que chez les C., la pollinisation a eu lieu avant la fermeture de l'utricule ovulifère. Ces « stigmates » ne jouent donc aucun rôle actif.

Il n'y a donc, chez les C., pas trace de carpelle, même dans le sens jusqu'à ce jour classique de ce terme (3). Ces plantes sont des Ptéridospermées probablement herbacées.

Les C. ne sont vraisemblablement pas intervenues directement dans la genèse des Angiospermes, mais il n'est cependant pas exclu que des

(1) Var. distinguée par SEWARD.

(2) HIRMER compare l'extrémité de la penne à une cupule.

(3) On sait que les découvertes récentes ont établi que le vrai carpelle est le tégument de l'ovule et non la feuille porte-ovule. Ici le terme a son sens ancien.

plantes voisines aient joué un certain rôle. Les petites frondes ovulifères, si elles étaient très contractées et les pennes repliées longitudinalement et non transversalement, représenteraient un gynécée à placentation pariétale dorsale, telle qu'elle existe, par exemple, chez certaines Résédacées. Enfin, signalons que le mode de pollinisation directe des ovules constaté chez les C. a été observé aussi chez certaines Angiospermes authentiques (p. ex., *Butomopsis*), ce qui donne aux rapports supposés entre C. et Angiospermes un certain crédit. Il en sera encore question plus loin.

3. — PLANTES PLUS OU MOINS AFFINES DES CAYTONIALES

Corystospermacées. — Cette famille, comme la précédente, a été reconnue par THOMAS. Ses représentants ont été trouvés dans le Trias moyen de l'Afrique du Sud. Elles font pendant, sur l'hémisphère sud, aux Caytoniales.

Le feuillage était connu sous le nom de *Dicroidium* GOTHAN (fig. 324, a) ou de *Stenopteris* SAP. p. p. (fig. 324, b), *Pachypteris* BRONGR., frondes filicoïdes dichotomes dont certaines, telles *Dicroidium*, avaient longtemps été confondues avec les *Thinnfeldia*.

Les C. avaient des fleurs unisexuées. Les organes reproducteurs ♀ étaient des frondes dorsiventrals à ramifications dans un plan portant souvent, près de leur base, une paire de « bractées » (1) et des rameaux axillaires eux-mêmes « bractéolés », alternes, situés dans un même plan. Ces rameaux latéraux sont ramifiés à leur tour et se terminent soit par une bifurcation de leur sommet, soit par un organe terminal (fig. 324, c). Les organes reproducteurs sont dans les cupules terminant chaque rameau.

Cet ensemble est, en somme, une inflorescence qui rappelle encore la fronde des Caytoniales et des Fougères.

Les cupules sont difficiles à étudier dans le détail. Elles sont en forme de casque, rabattues sur le rachis, à ouverture dirigée vers le bas, mais sans trace de stigmat, bilobées (*Umkomasia*) ou entières (*Philophorosperma*). Elles étaient probablement charnues.

Chaque cupule ne contenait probablement qu'un ovule et par la suite qu'une seule graine. Nous ignorons comment l'ovule était fixé. Le micropyle était très allongé et dépassait la cupule ; il était bifide, recourbé (fig. 324, d). La chambre pollinique avait probablement la forme qu'elle a chez *Lagenostoma*.

L'ovule mûr était petit (3-7 mm. \times 2,5), probablement aplati, lisse ou rayé, à tégument fortement cutinisé, mais dépourvu d'éléments fibreux. Même séparé de son support, on peut facilement l'identifier, à cause du micropyle recourbé (fig. 324, d).

Certains de ces détails sont très intéressants. Le fait que la cupule des C. est souvent bilobée évoque les deux préfeuilles des Chlamydospermes qui constituent le « périanthe » de ces plantes. Le micropyle allongé et

(1) Ces bractées, selon THOMAS, indiqueraient une véritable inflorescence. Selon HIRMER, ces bractées sont des ahlébies réduites.

émergeant des C. se retrouve chez les Chlamydospermales, telles *Ephedra trifurca*. Nous reviendrons ultérieurement sur ces rapprochements.

Les organes reproducteurs ♂ (*Pteruchus* THOMAS, fig. 324, f) rappellent beaucoup *Crossothea*, en particulier *C. Hæninghausi* (microsporangies de *Lygi-*

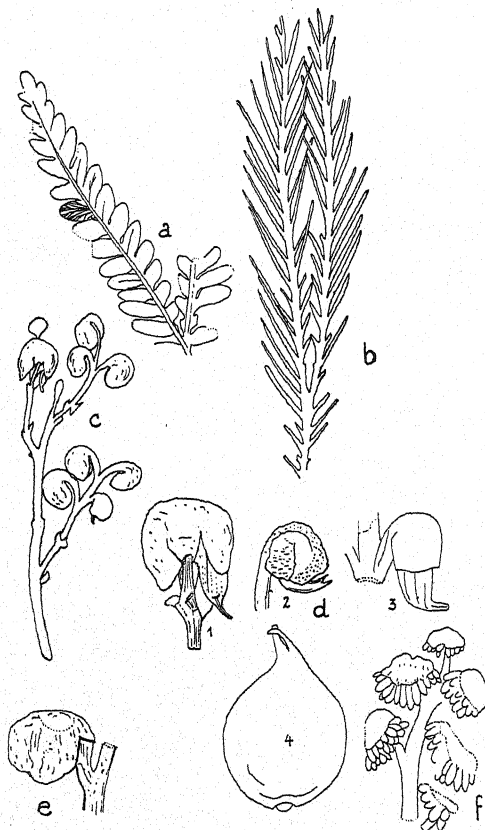


FIG. 324.

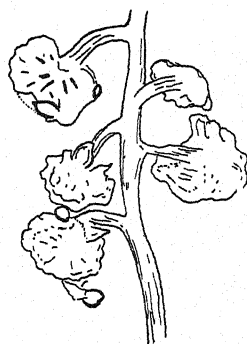


FIG. 325.

FIG. 324. — Corystospermales.

a : *Dicroidium odontopteroides* MORRIS.

b : *Stenopteris densifolia* DU TOIT.

c : *Umkomasia Macleani* THOMAS.

d : 1, *U. Macleani*; 2, 3, *Philophorosperma*; 4, ovule de Corystospermales sans cupule.

e : *Spermatodon Sewardi* THOMAS.

f : *Pteruchus peltatus* THOMAS (toutes les figures d'après THOMAS).

FIG. 325. — Appareil ♀ de Peltaspermales, avec ses extrémités peltées et ovulifères.

nopteris). Ce sont des ensembles à ramification issue d'une dichotomie, portant au bout des branches dilatées des épaulettes de microsporangies fusiformes, de 1-4 mm. de longueur, probablement biloculaires et poricides. Les microspores sont ailées, comme chez les Caytoniales.

La famille comprend plusieurs genres : *Umkomasia* THOMAS (fig. 324, c), à cupules bilobées glabres (1); *Spermatodon* THOMAS, à cupules campanulées également sans poils (fig. 324, e); *Philophorosperma* à cupules en capuchon ornées de lignes pubescentes sur leur surface interne (fig. 324, d).

(1) Selon THOMAS, *Beania geminata* SHIRLEY, des couches d'Australie correspondant à celles de l'Afrique du Sud, est peut-être synonyme d'*Umkomasia*.

Les C. ont, comme les Caytoniales, été considérées comme des pré-curseurs des Angiospermes. Elles sont également des Ptéridospermées encore plus nettes que les Caytoniales. On n'a jamais observé de graine, et l'ovule unique, situé aux extrémités des ramifications, est abrité par une cupule plus ou moins bilobée d'où il émerge avec son micropyle caractéristique recourbé. Cet ovule unique à long micropyle évoque les Médullosacées (*Trigonocarpus*) et certaines Ephédracées ; la cupule rappelle les Lyginoptéridacées. Le feuillage est parfaitement filicoïde et les organes ♂ sont si peu différents de ceux de *Crossotheca* que la nature ptéridospermienne de cette famille n'est pas douteuse. Aussi certains auteurs homologuent-ils la cupule des C. et le casque ovulifère des Caytoniales. Cette assimilation, à notre avis, est erronée ; l'organe protecteur de l'ovule des Corystospermacées est une véritable cupule de valeur morphologique encore inconnue, tandis que celui des Caytoniales est la penne elle-même repliée transversalement.

Peltaspermacées. — THOMAS réunit, dans cette famille du Trias-Lias, les frondes de *Lepidopteris* SCHIMPER dont on a découvert récemment les organes reproducteurs.

Les L. sont des frondes filicoïdes pécoptéridiennes, coriaces, portant sur le rachis, entre les penne, des (1-2) petites penne intermédiaires, plus ou moins couvertes de grosses papilles.

Les organes ♀ sont ramifiés, mais les rameaux sont disposés en ordre spiralé et non dans un plan comme chez les Corystospermacées et les Caytoniales ; les latéraux ont une extrémité peltée de 4-5 mm. de diamètre, avec les bords recourbés et portant plusieurs petits ovules.

Les organes reproducteurs ♂ de *Lepidopteris* ont été décrits sous le nom d'*Antholithus Zeilleri* NATHORST, qui ressemble beaucoup à *A. Arberi*, et d'*Antevsia* HARRIS.

La position systématique de cette famille est encore complètement inconnue.

4. — COUP D'ŒIL RÉTROSPECTIF SUR LES PTÉRIDOSPERMÉES

Une première question se pose : la vraie nature des Ptéridospermées. Du point de vue des organes végétatifs, ces végétaux sont incontestablement proches des Cryptogames vasculaires, c'est-à-dire des Fougères. Le port, le feuillage, l'anatomie primaire, sont typiquement filicéens, mais les Pt. ont des formations anatomiques secondaires, très rares chez les Fougères, et des traits du bois des Gymnospermes. Dans l'ensemble, les Pt. sont nettement intermédiaires entre Cryptogames vasculaires et Phanérogames.

Les organes reproducteurs sont bien particuliers et éloignent nettement les Pt. des Cryptogames. Les microsporangies sont groupés et rappellent les étamines des plantes supérieures. Ils sont dépourvus de l'anneau de déhiscence si caractéristique des Fougères ; ils sont biloculaires, rarement uniloculaires, isolés ou groupés en synanges plus ou moins complexes.

On peut faire dériver directement l'appareil reproducteur ♂ de l'organisation que nous avons constatée chez les Psilophytinées. Chaque microsporangie équivaut à un sporangie terminal de *Rhynia* (fig. 90) : c'est un télome fertile. Quand il est biloculaire, il représente un synange de 2 sporanges. Un ensemble de télomes devenus sporanges permet de comprendre l'appareil fructifère d'*Hedeia* (fig. 111), et les synanges plus complexes comme ceux d'*Aulacotheca* ou de *Goldenbergia* (fig. 301, 302).

Nous voyons donc, en somme, ici, chez les Pt., les mêmes « mouvements » dans le développement que chez les autres groupes : condensation des sporanges et formation de synanges, mais ils aboutissent, chez les Pt., à des organes d'aspect très particulier.

Cette organisation montre déjà que les Pt. n'ont pu dériver des Fougères, mais indique une souche commune pour ces deux grandes unités systématiques et un développement parallèle avec une destinée phylétique différente pour chaque lignée. L'anneau du sporangie des Fougères, par exemple, s'est différencié très tôt, puisque *Asteroxylon Mackiei* (fig. 102), du Dévonien inf. et moyen, en est déjà pourvu. Si une origine filicéenne était envisagée, elle ne pourrait l'être que chez les Fougères les plus primitives, plus primitives encore que *Stauropteris* dont les sporanges sont déjà différenciés. Or, des Fougères ayant une telle structure ne mériteraient plus d'être classées dans ce groupe. La seule conclusion est que les Pt. sont nées de Psilophytinées, comme les Fougères, et indépendamment de ces végétaux. Elles se sont singularisées très vite par la formation de l'ovule. L'origine commune est indiquée par les traits communs.

L'appareil reproducteur ♀ est un ovule typique, mais assez particulier, ne serait-ce que par sa taille, dans certains genres vraiment colossal (*Pachytesta*). La structure la plus archaïque actuellement connue se trouve dans le g. *Schützia* (p. 300), où le macrosporangie (nucelle) contient plusieurs macrospores libres, identiques aux microspores. Nous voyons ici une hétérosporie qui n'est différenciée que physiologiquement, comme chez les Prêles actuelles ; ce macrosporangie était entouré d'une feuille spécialisée qui est le tégument ovulaire : un sporangie de Cryptogame vasculaire qui serait entouré d'une feuille protectrice, voilà l'ovule de *Schützia*. Chez beaucoup de Pt., le macrosporangie est libre, non conorescent avec le tégument.

Le g. *Schützia* montre clairement que les plantes à ovules sont issues de types isosporés. L'ovule monosporé a succédé à l'ovule plurisporé, comme le macrosporange unisporé au macrosporange plurisporé.

Nous avons insisté sur le fait qu'on n'a jamais trouvé de graines de Pt. Une graine est un ovule fécondé, accru, contenant un embryon. Physiologiquement, elle est une plantule à l'état de vie ralentie et protégée par des membranes épaisses. Or, toutes les « graines » de Pt. examinées à ce jour ne sont que des ovules. Il est donc à peu près certain que les ovules étaient disséminés comme les macrosporanges de *Lepidostrobis major*, Lycopodinée qui (p. 148) dispersait des ensembles composés d'un macrosporange attaché au sporophylle, strictement homologues d'un ovule.

La fécondation avait lieu comme chez les Cryptogames vasculaires. Les anthérozoïdes connus (*Coleospermum*) étaient immobiles, mais il existait certainement des Pt. à anthérozoïdes mobiles.

Enfin, le cycle ontogénique des Pt. a dû être semblable à celui des Cryptogames vasculaires actuelles.

Les Pt. ne sont donc pas des Gymnospermes; mais le fait d'avoir des ovules les éloigne des Cryptogames vasculaires. Nous créons, pour elles et les Cordaïtales, le groupe des *Préphanérogames*.

Il y a peu de distance entre une Pt. et une Phanérogame.

Il suffit, pour faire une Phanérogame, que l'ovule des Pt. soit fécondé sur la plante-mère et développe, *sur la plante-mère*, une graine, c'est-à-dire un jeune individu protégé par des enveloppes résistantes permettant d'attendre des conditions favorables au développement ultérieur. Cette sécurité supplémentaire donnée à la descendance est un trait marquant la supériorité des Phanérogames sur les Cryptogames.

Il est remarquable de constater que la tendance à la formation de l'ovule se manifeste, comme un instinct obscur, dans toutes les lignées de plantes vasculaires, mais n'a abouti que dans une seule, issue des Psilophytinées, celle des Préphanérogames, mères des Phanérogames. Les Lycopodes (*Miadesmia*, *Lepidocarpon*), certaines Sélaginelles et Fougères (*Mittagia*), si ce dernier genre appartient vraiment à cette classe, atteignent un état préovulaire. C'est chez les Articulées que la tendance est la moins accentuée; on peut cependant considérer que les *Sphenophyllum*, qui ont des sporanges sessiles, en sont l'expression.

L'organisation générale des Pt. pose déjà le problème de la fleur. Les Pt. ont-elles des fleurs? C'est la première fois que ce mot nous vient à l'esprit. Les organes reproducteurs sont souvent groupés à la manière de fleurs d'Angiospermes (*Crossotheca* [fig. 287], *Schützia* [fig. 314], *Potoniaea* [fig. 298]).

Or, le microsporangie est originellement un télome, c'est-à-dire un axe, et l'ovule est une fourche dichotome de 2 télomes. La définition classique de la fleur (1) n'est donc pas applicable ; le moindre paquet d'étamines que nous appelons fleur, la moindre étamine formée de plus d'une anthère est *originellement* un groupe d'axes (télomes). De même pour les fleurs, l'ovule formé par au moins 2 télomes (2) n'est

déjà plus une unité morphologique. La « fleur » la plus réduite au sens commun du terme est donc un ensemble de rameaux (télomes), c'est-à-dire un système équivalant à une inflorescence et non un axe simple. Cette conclusion, à laquelle nous arrivons dès maintenant, sera encore discutée plus loin (p. 424).

✱

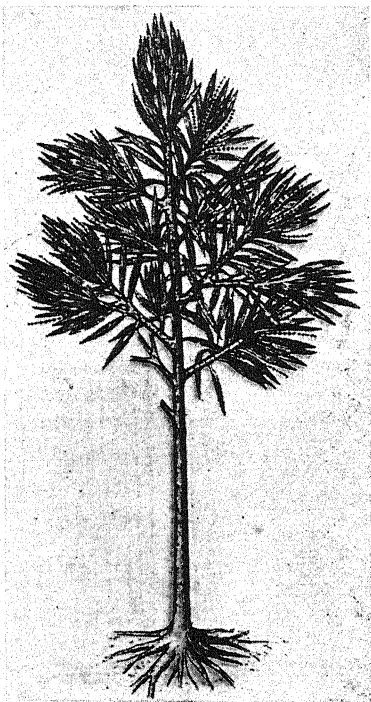


FIG. 326. — Reconstitution d'une Cordaïte (d'après GRAND'EURY).

Dès le Dévonien sup., nous voyons des formes de Pt. très variées, telles *Eospermatopteris*, *Calamopitys*, *Protopitys* et *Palaeopitys*. La structure anatomique la plus archaïque existe dans le genre le plus ancien, *Palaeopitys*, du Dévonien moyen. Au Carbonifère inf., les Pt. sont déjà très variées. D'après ce que l'on observe chez *Palaeopitys* et chez les *Medullosa*, où les espèces à structure simple sont plus

anciennes que celles à anatomie complexe, on peut penser que les Pt. à structure simple se rapprochent le plus du ou des types primitifs. Il est vraisemblable que les Pt., comme les autres embranchements, ne se sont pas différenciées aux dépens d'un seul type de Psilophytinées, mais de plusieurs, dont le principal caractère commun était d'avoir été capables d'unir le sporophylle et le sporangie en un

(1) Rappelons cette définition : la fleur est un axe raccourci portant des feuilles plus ou moins modifiées remplissant les fonctions reproductrices.

(2) Les mots « au moins » rappellent l'interprétation que l'on peut donner du tégument de *Lagenostoma Lomaxi* (p. 283).

ovule. Certains rameaux, tels les Caytoniales et les Corystospermacées, ont des traits qui évoquent l'angiospermie, mais il s'agit, encore ici, de Pt. typiques.

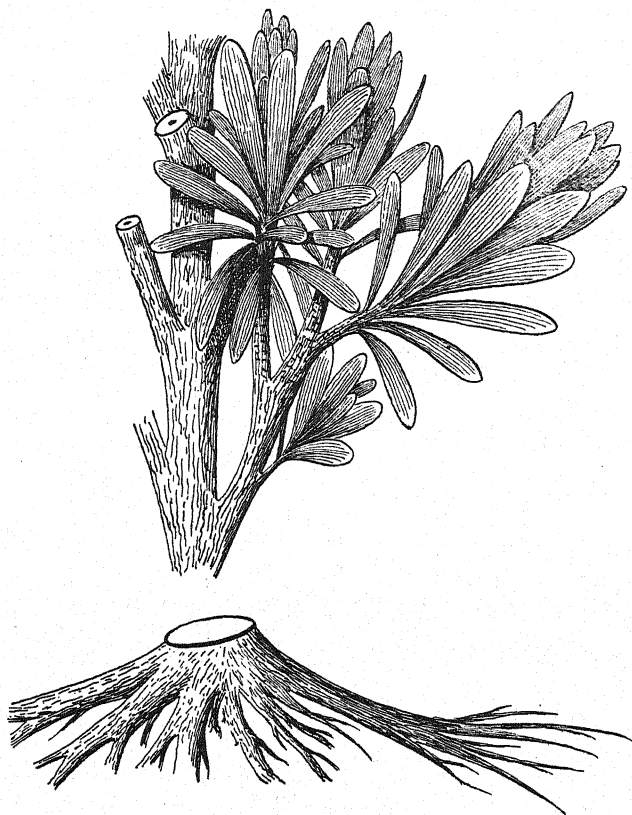


FIG. 327. — Reconstitution d'une Cordaïtale (d'après GRAND'EURY).

B. — CORDAÏTALES

Les Cordaïtales sont des plantes paléozoïques à ovules. Elles sont apparues au Dévonien moyen (*Callixylon* ZAL., *Dadoxylon Hendricksi* LANG) (1), ont joué un rôle dominant au Carbonifère sup. et au Permien inf., puis se sont éteintes peu à peu au Permien (2).

(1) Attribution encore douteuse.

(2) Il est possible que les C. soient allées plus loin, jusqu'au Lias moyen (LIGNIER, ZEILLER) et peut-être même, selon ZEILLER, au Cénomanién, si les *Kranneria* de Bohême sont des Cordaïtes. On trouve dans les dépôts secon-

Les Cordaïtales avaient un port de Conifère (fig. 326, 327). C'étaient des végétaux arborescents, souvent de grande taille, pouvant atteindre 30-40 m. de hauteur, à couronne irrégulièrement ramifiée et racines plus ou moins étalées.

Ce tronc et les branches avaient une structure qui, en gros, rappelait celle des Araucariacées, caractérisée par une moelle abondante (*Artisia* STERNBG., *Sternbergia* ARTIS), diaphragmée, cloisonnée avec de grandes lacunes, comme chez certaines Angiospermes archaïques,

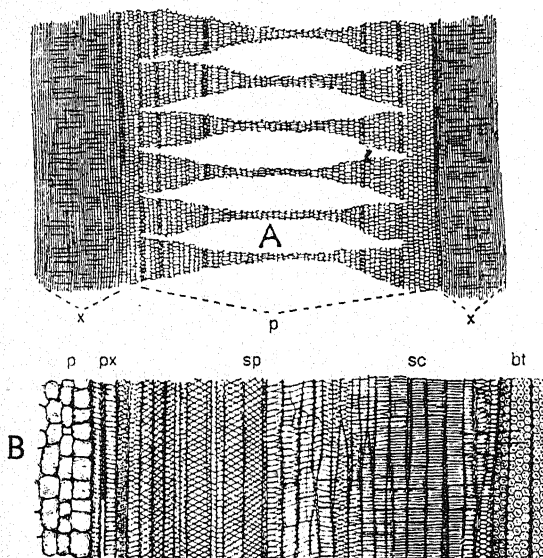


Fig. 328. — Structure anatomique des Cordaïtales.

A : Partie centrale d'un axe montrant la moelle cloisonnée (p : moelle; x : bois).

B : coupe longitudinale radiale montrant la succession des tissus ligneux à partir de la moelle ; p : moelle ; px : protoxylème ; sp, sc, zone de passage spirale et scalariforme ; bt : bois secondaire araucarioïde

(pris dans ZIMMERMANN, d'après SCOTT).

telles les Juglandacées, Euphorbiacées, etc., mais massive à l'état jeune, entourée par un bois d'épaisseur souvent considérable (fig. 328).

Les morceaux de bois des Cordaïtales fossiles ont reçu de nombreux noms : *Dadoxylon* ENDL., *Araucarites* GOËPP., *Pityoxylon* PENH., *Araucarioxylon* KRAÜS., *Cordaixylon* GRAND'EURY, *Cordaioxylon* SCHENK, *Pinites*, etc. On convient aujourd'hui de réunir tous les bois des C. dont on ne connaît pas les propriétaires sous les noms de *Dadoxylon* (1).

daïres, et même jusqu'au Tertiaire, des restes de feuilles de Gymnospermes qui rappellent beaucoup celles des Cordaïtes. Aussi certains auteurs (KRAÜSEL) se demandent-ils si les descendants directs des Cordaïtales n'ont pas atteint les temps actuels, mais il est certain qu'aucune C. authentique n'a dépassé le Paléozoïque (voir p. 327).

(1) D'une façon générale, on appelle D. des bois de Gymnospermes à trachéïdes à une ou plusieurs lignes d'aréoles sur les parois radiales, rarement sur les parois tangentielles, à rayons médullaires en règle générale exclusivement parenchymateux de 1 ou 2 largeurs de cellules (rarement plus).

Le bois, en grande partie constitué par les formations secondaires, est composé surtout de trachéides aréolés sur les parois radiales, du type araucarioïde à aréoles plus ou moins hexagonales, et de rayons médullaires parenchymateux, généralement très étroits.

Le protoxylème est endarche (*Cordaïtes*), mésarche (*Mesoxylon*, *Callixylon*, *Pityx*) ou exarche (*Poroxylon*). Les Pityacées (*Pityx*) ont parfois des rayons médullaires assez larges et de petits faisceaux mésarches intramédullaires. Le bois primaire est surtout formé de trachéides spiralés et réticulés-scalariformes, mais les trachéides aréolés n'y manquent pas non plus. Dans le g. *Hapaloxyton* REN., singulier à d'autres égards encore (p. 326), il y a dans le bois primaire des trachéides et des vaisseaux vrais.

Le passage entre le bois primaire spiralé et le bois secondaire aréolé a lieu très lentement ; il y a une large bande de métaxylème formée de trachéides spiralés, réticulés-scalariformes et aréolés entre le protoxylème et le bois secondaire aréolé (fig. 328).

Le bois secondaire est lâche (*Poroxylon*) ou dense (*Cordaïtes*, *Mesoxylon*).

Le bois n'est généralement pas zoné (1).

Autour du bois, il y a le cambium, puis le liber. L'écorce a une structure différente, suivant l'âge des tiges. Dans les rameaux relativement jeunes, elle est composée, de l'intérieur vers l'extérieur, d'une couche de cellules à parois fines parcourues par des canaux sécréteurs, de méristème et, finalement, de parenchyme périphérique avec canaux sécréteurs et piliers de sclérenchyme subépidermique, si fréquent chez les Ptéridospermées. L'écorce plus âgée (*Cordaiphloïos*) possède des paquets de trachéides corticaux à parois tangentielles aréolées, formés aux dépens du méristème et du périoderme.

Un caractère important des *Cordaïtacées* est d'avoir des traces foliaires doubles, comme par exemple chez les *Ginkgo*, certaines Ptéridospermées (*Lyginopteris*) et les Cycadales.

Les émissions foliaires chez les autres Cordaïtales (*Mesoxylon*) sont, à l'origine, simples, mais sont doubles après un parcours plus ou moins long. Chez *Metacordaïtes*, les traces foliaires sont quintuples. Enfin, chez les Pityacées, elles restent simples. Certaines traces foliaires n'ont pas de trachéides aréolés (*Mesoxylon*).

Les feuilles (fig. 327, 329) étaient fixées sur les ramifications ultimes. Elles étaient persistantes, insérées en ordre spiralé. LIGNIER a fait con-

et de hauteur variable, à zones d'accroissement le plus souvent indistinctes ou absentes. Parenchyme ligneux généralement absent. Pas de canaux sécréteurs.

(1) *Dadoxylon indicum* HOLD., du Permo-carbonifère gondwanien, avait des zones d'accroissement (R. HOLDEN, On the anatomy of two paleozoic stems from India. *Ann. Bot.*, 1917).

naître que, dans le bourgeon (*Cordaïtes lingulatus* REN.), les feuilles sont enroulées en cornet et non imbriquées, les unes étant dextrorsives, les autres sinistrorsives.

La dimension des feuilles varie beaucoup. Elles ont 2 cm. à 1 m. de longueur et jusqu'à 20 cm. de largeur, sont tantôt rubanées, tantôt linéaires, spatulées, lancéolées (Cordaïtacées), parfois en aiguilles (Pityacées). Le limbe est habituellement coriace et même succulent (*C. crassus* REN.). La nervation est toujours parallèle, libre comme

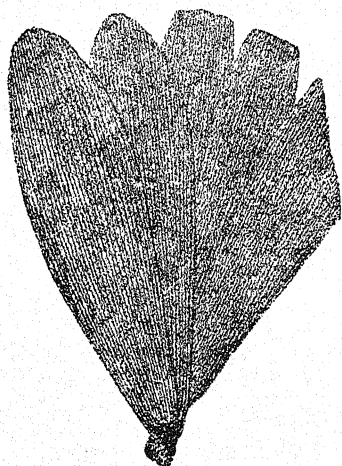


FIG. 329.

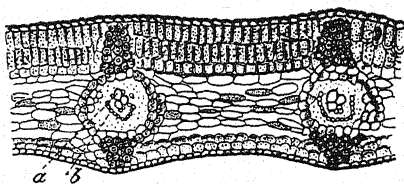


FIG. 330.

FIG. 329. — Feuilles de *Cordaïtes lingulatus* (pris dans ZEILLER).

FIG. 330. — Coupe d'une feuille de Cordaïte.

a : métaxylème centripète.

b : métaxylème centrifuge (d'après RENAULT).

chez les Monocotylédones, avec lesquelles on les a longtemps confondues ; les nervures sont parfois ramifiées par dichotomie (Cordaïtées, Næggerathiopsidées), mais ne s'anastomosent jamais. On remarque la présence de fausses nervures formées de paquets de fibres entre les cordons vasculaires proprement dits.

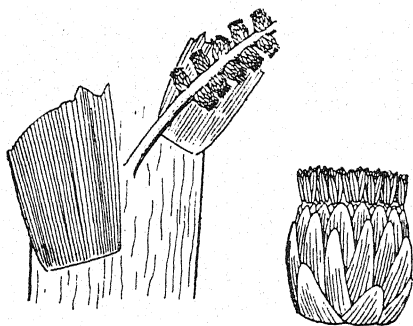
Jadis, on distinguait volontiers trois types de feuilles qui désignaient des unités systématiques plus ou moins artificielles : les types *Eucordaïtes* GD'EURY, à feuilles larges parcourues par de fausses nervures fines entre les nervures vraies plus fortes, *Poacordaïtes* GD'EURY, à feuilles rappelant celles des Graminées, étroites, linéaires, jusqu'à 40 cm. de longueur et parcourues par des nervures généralement inégales, *Dorycordaïtes* GD'EURY, à feuilles larges, jusqu'à 50 cm. de longueur, lancéolées, aiguës et à nervures toujours égales, fines, très serrées.

Depuis qu'on a reconnu plusieurs genres de Cordaïtacées, ces désignations sont réservées au g. *Cordaïtes* où elles servent à distinguer

les sections, ou à des déterminations qu'il est impossible de préciser davantage.

Après la chute, la feuille laisse une cicatrice transversale, à contour elliptique, marquée de plusieurs cicatrices ponctiformes, qui correspondent au passage des faisceaux libéro-ligneux.

Les faisceaux foliaires ont, à leur entrée dans la feuille (fig. 330), du métaxylème centrifuge et centripète sans formations secondaires, sauf exception (*Poroxylon*). Le métaxylème centripète domine. Chaque



A
FIG 331.

B

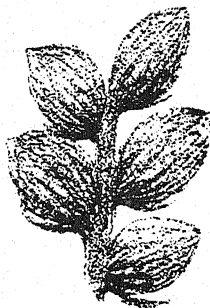


FIG 332.

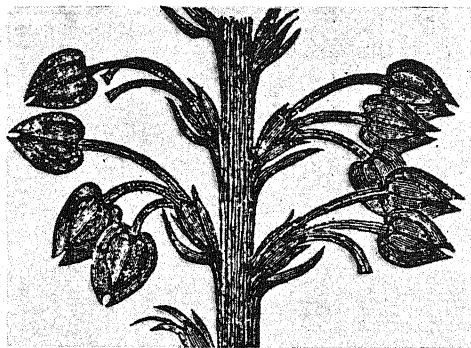


FIG 333.

FIG. 331. — A : fragment de rameau de *Cordaites angulosstriatus* GRAND'EURY, du Stéphanien, portant une inflorescence mâle (réduit aux 2/3 de grand. nat.). — B : épillet mâle grossi, montrant les anthères saillantes.

FIG. 332. — Inflorescence femelle de *Cordaites* après la fécondation : dans chaque épillet, l'un des ovules est devenu une graine ovoïde (*Cordaicarpus*) presque complètement développée (grand. nat.; d'après GRAND'EURY, pris dans ZEILLER).

FIG. 333. — *Samaropsis Pitcairniae* LINDLEY et HUTTON (sp.), du Westphalien : dans chaque épillet se sont formées plusieurs graines pédiculées (grand. nat.; d'après CARRUTHERS, pris dans ZEILLER).

nervure est en quelque sorte accrochée aux épidermes par des bandes verticales de fibres scléreuses. Celles-ci tapissent d'ailleurs les deux épidermes en couches ondulées. Le parenchyme central est formé de

cellules étirées transversalement. L'épiderme a des parois plutôt épaisses ; les stomates y sont *haplochèles* (FLORIN) (1).

Le système racinaire des Cordaïtales est peu développé. La structure des racines (*Rhizocordaites* Gd'EURY, *Amyelon* WILL.) est du

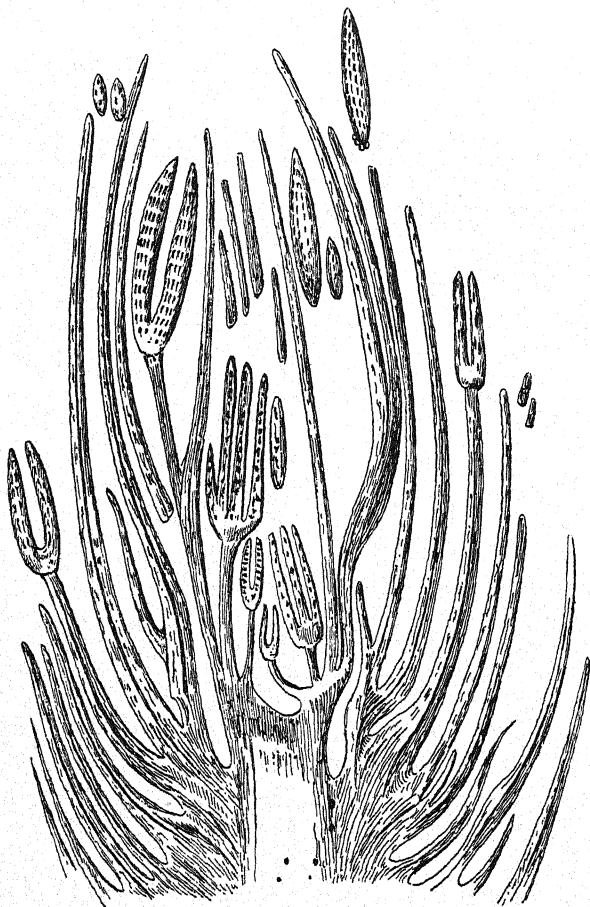


FIG. 334.

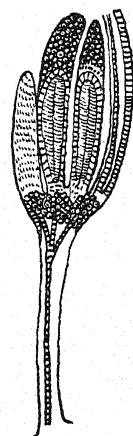


FIG. 335.

FIG. 334.
Epis (fleur) ♂ de
Cordaianthus
Penjonii REN.
(× 16 ;
d'ap. RENAULT).

FIG. 335.
Etamine
ramifiée
de Cordaïte
(d'ap. RENAULT).

type Gymnosperme classique avec xylème 2 à 5-arche. On a cru voir des mycorhizes dans le parenchyme cortical (OSBORNE).

Les organes reproducteurs (*Cordaianthus* Gd'EURY) sont groupés en ensembles qui dénotent une haute différenciation. Ils sont en grappes d'épillets ♂ (fig. 331) et grappes d'épillets ♀. Ces grappes ne sont pas

(1) haplochèle : voir la définition (p. 329).

exactement à l'aisselle des feuilles (1). Par contre, les épillets sont axillaires, tantôt distiques, tantôt insérés sur une spire. Ils sont formés de petites bractées en ordre spiralé et protégeant des organes sexuels nus.

Les épillets ♂ (fig. 334) comprennent des étamines disséminées sur l'axe, entre des bractées stériles, ou groupées au sommet de celui-ci; dans ce dernier cas, l'épillet présente une apparence de capitule (fig. 331). Les étamines sont formées par un filet portant à son sommet 3-6 anthères du type probablement eusporangié, tubuleuses, longues de 2,5-3 mm. Filets et anthères sont vascularisés (fig. 335). Les anthères s'ouvrent longitudinalement. Les grains de pollen sont ovales et atteignent 0,05-0,1 mm. de longueur, et munis de sacs aéri-fères. Ils sont formés de cellules stériles externes et de noyaux libres internes. Selon FLORIN, ces formations représentent une anthéridie. Ils paraissent s'accroître encore, après la pollinisation, pendant leur séjour dans l'ovule, ce qui rappelle ce que nous avons vu chez *Coleospermum*.

On n'a jamais vu de tube pollinique; il y a donc des raisons de croire que la fécondation avait lieu comme chez les Ptéridospermées, peut-être par anthérozoïdes mobiles.

La structure de l'organe ♂ a été diversement interprétée. Chaque étamine peut être considérée comme une fleur ♂ dans laquelle chaque sac pollinique est une étamine réduite à son anthère sessile sur un axe (SOLMS-LAUBACH). Le filet serait donc un axe. Une autre explication consiste à admettre que tout épillet constitue une fleur, les feuilles supérieures étant fertiles, les inférieures stériles. Le filet, dans ce cas, serait foliaire. La première manière de voir paraît difficilement admissible pour les espèces dont les étamines sont dispersées sans ordre apparent au milieu des bractées: car, du point de vue phyllotaxique, les étamines occupent exactement la place de bractées et ne sont pas axillaires, ce qui est en faveur de l'hypothèse que l'épillet ♂ est une fleur. Malheureusement, il est très difficile de se rendre compte de la structure du filet de l'étamine pour savoir s'il est axe ou feuille. Les données contradictoires que nous en avons nous laissent perplexes. D'après SOLMS, ce sont des axes; FLORIN les considère comme foliaires (*C. pseudo-fluitans* KIDST, et *C. Saportanum* REN.). Les caractères phyllotaxiques, qui ont une grande importance, invitent à considérer l'épillet ♂ tout entier comme une fleur et à attribuer, par conséquent, aux filets une structure foliaire.

La morphologie des organes ♀ a été encore plus discutée (fig. 336).

GRAND'EURY, RENAULT et BERTRAND, LIGNIER, interprètent les épillets ♀ comme une inflorescence dans laquelle chaque épillet serait

(1) Chez *Mesoxylon*, la position serait axillaire (cf. ZIMMERMANN, p. 324).

formé de beaucoup de bractées stériles et de quelques bractées fertiles

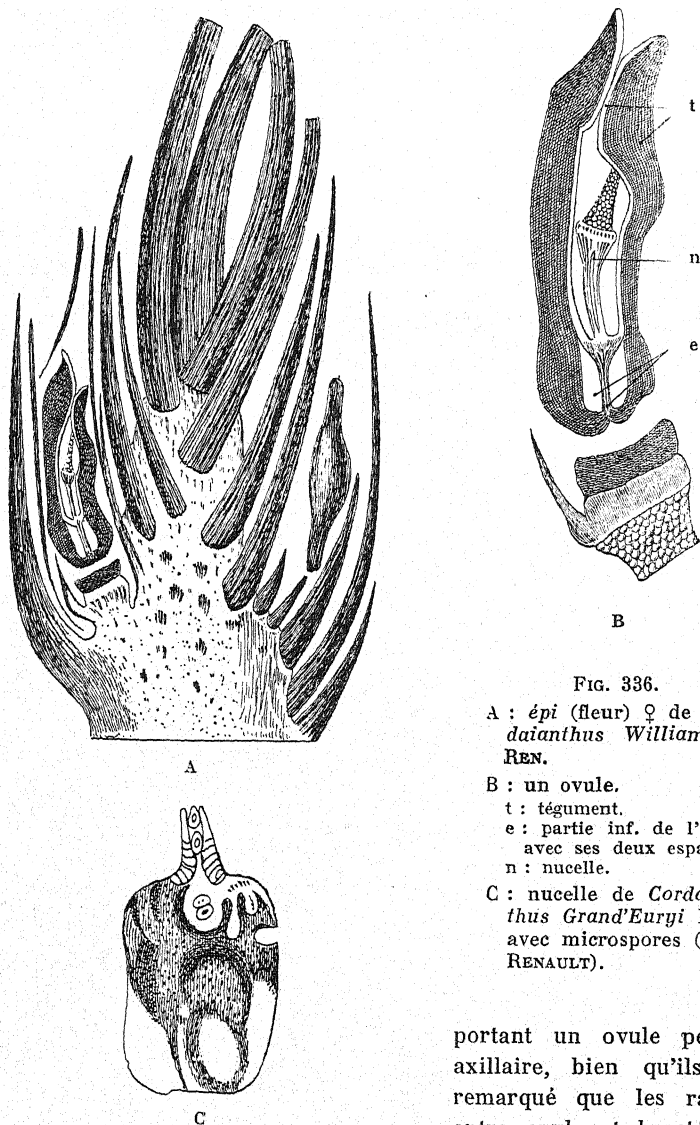


FIG. 336.

A : épi (fleur) ♀ de *Cordiaianthus Williamsoni* REN.

B : un ovule.

t : tégument.

e : partie inf. de l'ovule avec ses deux espaces.

n : nucelle.

C : nucelle de *Cordiaianthus Grand'Euryi* REN., avec microspores (d'ap. RENAULT).

portant un ovule pédicellé axillaire, bien qu'ils aient remarqué que les rapports entre ovule et bractée-mère sont très difficiles à reconnai-

tre (1). L'ovule, avec son pédicelle, représenterait une fleur, c'est-à-dire un axe.

(1) BERTRAND constate même (*Bull. Soc. Sc. Nancy*, 1911) qu'il n'y a pas de bractées à la base de l'ovule.

SCOTT suggère que le pédicelle de l'ovule pourrait très bien ne pas représenter un rameau, mais un funicule ; les ovules seraient alors placés à l'aisselle d'une bractée-mère, comme le sporange chez les Sélaginelles.

D'après cette manière de voir, l'épillet ♀ des Cordaïtes serait un axe simple, homologable, par conséquent, à une fleur.

Ces contradictions ont déterminé SCHOUTE à reprendre la question, estimant, avec juste raison, que « si les ovules étaient des fleurs axillaires, on devrait pouvoir numérotter régulièrement les bractées en omettant les ovules ; si les ovules étaient attachés à des sporophylles très réduits, les ovules devraient être classés parmi les autres feuilles et la phyllotaxie ne serait pas complète sans eux ».

Or, reprenant les figures de BERTRAND, de *Cordaianthus Zeilleri* REN., publiées d'après les préparations de RENAULT, SCHOUTE a pu numérotter tous les organes, bractées et ovules, du petit chaton, par ordre phyllotaxique, et observer qu'en intégrant les ovules dans la spire phyllotaxique, toutes les divergences sont normales ; le développement énorme des ovules n'a presque pas modifié la course normale des spires.

La phyllotaxie des épillets ♀ est donc très régulière, et les ovules y occupent l'emplacement de feuilles stériles. Il s'ensuit que les pédicelles ovulifères ne sont pas des axes, mais des organes homologues des bractées stériles du bourgeon. Les ovules avec leurs pédicelles ont donc la valeur morphologique de sporophylles très simples et non pas de fleurs. Le bourgeon ♀ des Cordaïtales est donc un axe simple et non une inflorescence.

Les recherches récentes d'ELTRINGHAM (1936) et de FLORIN (1939) ont apporté des précisions intéressantes. Etudiant des Cordaïtes westphaliennes (*Cordaianthus pseudofluitans* KIRST.), ce dernier auteur y a vu que les « graines » ne sont pas portées sur des axes spéciaux, mais sont attachées isolément ou par paires à l'extrême pointe de feuilles. FLORIN a pu étudier ces exemplaires et a effectivement confirmé que certaines bractées du sommet de l'épillet bifurquent et que chaque terminaison porte une « graine » aplatie unitégumentée, du type *Samaropsis*. Cette découverte prouve que l'interprétation de l'épillet ♀ des Cordaïtes donné par SCHOUTE est exacte, puisque chez les Cordaïtes de FLORIN, westphaliennes, donc plus anciennes que celles que le savant hollandais a étudiées, l'organe ovulifère est encore foliacé et occupe sa place normale dans la spire phyllotaxique. Plus tard, cette bractée ovulifère prend une forme d'axe comme un sporophylle ♂, mais sans perdre sa nature morphologique.

En résumé, les épillets ♂ et ♀ des Cordaïtes sont homologues de ce que nous appelons, en morphologie courante, fleurs.

Ce problème — fleur ou inflorescence — a perdu beaucoup de son intérêt depuis que la notion des télomes permet une interprétation générale de toutes les structures, ainsi que nous l'avons déjà constaté chez les Ptéridospermées (voir p. 314). Appliquée aux Cordaïtes, cette manière de voir interprète les épillets de ces plantes comme un ensemble de télomes stériles et fertiles, les télomes fertiles (étamines) étant eux-mêmes ramifiés, les ♂ à ramification visible, les ♀ (ovules) représentant, comme toujours, en raison de la nature de l'ovule, des fourches dichotomiques conrescentes. Les télomes stériles (bractées) sont simples.

Quelques mots maintenant sur les ovules.

Les ovules sont presque sessiles (1), orthotropes, unitégumentés, avec un tégument composé qui peut se transformer en ailes (*Samaropsis*).

Dans la partie inférieure de l'ovule, existent deux espaces vides qui avaient fait croire à RENAULT qu'il y avait deux téguments.

Le nucelle (fig. 336, B, c) est libre; attaché au fond de la cavité ovulaire, il se prolonge en bec micropylaire délimitant une grande chambre pollinique dans laquelle on a trouvé des microspores. Il est curieusement pédonculé chez *Cordaitanthus Williamsoni*.

La vascularisation a une certaine analogie avec celle des Cycadales, en ce sens que le faisceau chalazien émet deux branches qui irriguent le tégument jusqu'au niveau du micropyle; mais, à la base du nucelle, il se détache toute une couronne de faisceaux formant une sorte de cupule vasculaire qui pénètre dans le nucelle et y monte jusqu'à mi-hauteur de cet organe, entre son épiderme et le prothalle.

La « graine » des Cordaïtales est aplatie, ovale et plus ou moins cordiforme et bordée. On en a décrit un grand nombre : *Cardicarpus* BRONGT., *Cordaicarpus* GEINITZ (2), *Cordaispermum* REN., *Cyclocarpon* FIELDER, *Jordania* FIELDER, *Samaropsis* GOËPP, *Cyclosporum* SEW., *Cycadinocarpum* SCHIMPER, *Rhabdospermum* SEW., *Rhabdocarpus* BERGER, *Mitrospermum* ARBER, *Diplotesta* BRONGT., *Leptocaryon* BRONGT., *Taxospermum* BRONGT., etc. Comme chez les Ptéridospermées, on n'a jamais vu d'embryon. Cependant, DARRAH (1941) a trouvé deux *Cordaicarpus* avec un embryon dicotylédoné, mais on ne sait si les graines observées appartiennent à des Cordaïtales. Les embryons en question rappelaient ceux de *Ginkgo* ou de certaines Cycadales à l'état immature.

La fécondation, la dissémination et le développement de l'ovule

(1) Après la fécondation (?), le pédoncule de l'ovule s'allonge souvent. Cet allongement n'est peut-être pas solidaire de la fécondation, comme chez certaines Gymnospermes.

(2) Certains de ces genres, tels *Cordaicarpus*, *Samaropsis* et *Rhabdocarpus*, incluent aussi des graines de Ptéridospermées ou même de Conifères (*Lebachia*). Les *Cordaicarpus* ont une marge étroite, celle des *Samaropsis* est large.

fécondé étaient vraisemblablement identiques à ce qu'ils étaient chez les Ptéridospermées.

Ces traits justifient la réunion de ces deux groupes en une seule unité systématique.

Les Cordaïtales comptent deux familles : les Cordaïtacées et les Pityacées.

La famille des Cordaïtacées groupe, à elle seule, la presque totalité des Cordaïtales avec au moins 12 genres, alors que les Pityacées n'en comptent que deux (1).

CORDAÏTACÉES

La famille a été décomposée en quatre sous-familles dont voici les caractères distinctifs :

1° *Cordaïtées*, caractérisées par leurs troncs et tiges (*Dadoxylon*) à structure coniférienne, sans bois centripète, émettant des traces foliaires doubles, à moelle compartimentée, et par les faisceaux foliaires cycadéens et sans formations secondaires. Les nervures foliaires ne sont qu'exceptionnellement divisées par dichotomie. La nervation est très fine et comporte souvent des stries plus fines entre des nervures plus grosses, dues aux piliers de tissu sclérifiés.

2° *Mésoxyllées*, à tiges avec un peu de métaxylème centripète, des traces foliaires mésarches et du bois secondaire centrifuge; elles sont doubles ou quintuples (*Metacordaites*), mais simples à l'origine sur un parcours plus ou moins long (*Mesoxylon*).

3° *Poroxylées*, à tiges exarches émettant des traces foliaires doubles sur la presque totalité de leur parcours (sauf à la base), et feuilles avec bois primaire centrifuge et centripète.

4° *Næggerathiopsidées* à feuilles de Cordaïtes, mais ayant des nervures lâches et ramifiées; les tiges ont probablement du bois primaire centripète.

Les appareils reproducteurs ne sont connus que chez les Cordaïtées.

CORDAÏTÉES. — Elles comprennent principalement le genre *Cordaites* UNGER. Les genres *Phylladoderma* ZAL. et *Rhoptozamites* SCHMALH., dont on ne connaît que les feuilles, sont, en l'état actuel de nos connaissances, inséparables des *Cordaites*.

Les caractères des *Cordaites* ont été exposés dans le chapitre général sur les *Cordaïtales* (pp. 315 et suiv.) et ci-dessus.

Rappelons que ce genre nombreux a été subdivisé en sections d'après la forme des feuilles (*Eucordaites*, *Dorycordaites* et *Poacordaites*; voir p. 318).

MÉSOKYLÉES. — Cette sous-famille renferme plusieurs genres, en particulier les genres *Mesoxylon* SCOTT et MASLEN, *Metacordaites* REN. et *Hapaloxylon* REN.

Le g. *Mesoxylon*, du Westphalien, est représenté par des tiges et des feuilles. Les caractères saillants sont une moelle large et diaphragmée et un protoxylème mésarche, mais avec bois centripète faiblement développé; bois secondaire parcouru par des rayons médullaires très étroits et bas (1-25 cellules de

(1) FLORIN pense que les *Dolerophyllum* sont aussi des Cordaïtales (p. 292).

hauteur). Les traces foliaires émises sont géménées, mais simples à l'origine et pourvues de bois primaire centripète, avec une couche épaisse de bois secondaire. Ce dernier caractère de la trace foliaire distingue nettement les *Mesoxylon* des *Cordaïtes*.

Les feuilles sont en lanières; elles abritent parfois un bourgeon axillaire.

Ce genre paraît proche de *Poroxyton*, mais il en diffère par sa moelle diaphragmée et l'absence, dans sa trace foliaire, d'aréoles araucarioides; le bois secondaire est dense, comme d'ailleurs chez les *Cordaïtes*.

Le g. *Metacordaïtes* REN. est du Permo-Carbonifère d'Autun; on en connaît seulement la tige et la racine.

La tige a une moelle massive, parcourue par des canaux sécréteurs. Les trachéides n'ont souvent qu'une seule rangée d'aréoles.

Les rayons médullaires du bois secondaire sont bas (1-6 cellules de hauteur).

Le caractère essentiel est l'existence des traces foliaires quintuples.

Hapatoxyton REN. est une plante du Permien d'Autun. Elle a, d'après RENAULT, une structure singulière. Ses tiges ont une moelle abondante probablement non diaphragmée, un bois primaire composé de 2-3 rangées de trachéides aréolés et de vaisseaux vrais, entouré d'un puissant cylindre de bois secondaire, exclusivement composé de parenchyme ligneux complètement dépourvu de toute ornementation et d'éléments conducteurs quelconques, parcouru par des rayons médullaires larges d'une seule cellule et hauts de 1-3. Le liber est épais.

La tige était recouverte de cicatrices foliaires indiquant des feuilles courtes, aciculaires 1-nervées.

Les racines ont un bois secondaire identique à celui des tiges.

Cette structure aberrante rappelle celle de certaines Légumineuses actuelles (*Aeschynomene*, *Herminiera*). Il s'agit peut-être d'un Conifère.

POROXYLÉES. — Cette sous-famille ne compte qu'un genre, le g. *Poroxyton* REN., du Stéphanien-Permien inf.; il compte trois espèces.

Les restes sont des tiges de 2-3 cm. de diamètre, portant des feuilles largement linéaires passant insensiblement au pétiole, insérées sur un coussinet renflé, souvent munies de bourgeons axillaires. Les feuilles isolées peuvent atteindre jusqu'à 1 m. de longueur et 15-20 cm. de largeur. On pense que cette plante produisait, comme « graines », des *Rhabdocarpus*.

L'anatomie de la tige montre une moelle moyennement importante comme masse, non diaphragmée (peut-être en raison du faible diamètre des tiges connues), avec canaux sécréteurs, entourée de protoxylème exarche (1) formant des faisceaux simples ou par paires rappelant, à part l'absence d'éléments centrifuges nets, le *Lyginopteris*.

Le bois secondaire forme un cylindre continu lâche, semblable à celui de *Lyginopteris*, mais plutôt moins parenchymateux. Le liber, muni de canaux sécréteurs, forme autour du bois une couche d'une régularité caractéristique. Les rayons médullaires sont très nombreux, étroits et hauts (60 rangées).

On y voit parfois des zones d'accroissement.

La tige émet des traces foliaires simples au début, mais très rapidement doubles avec aréoles araucarioides.

La feuille possède, dans le pétiole, un grand arc libéro-ligneux, bi-tétra-lobé, avec formations secondaires et nombreux canaux sécréteurs à la périphérie de l'arc.

(1) Dans certains cas, il semble y avoir du protoxylème légèrement mésarche.

Les extrémités des nervures n'ont plus de bois secondaire.

Les racines sont habituellement diarches (pluriarches chez *P. stephanense* REN.), avec formations secondaires.

Le liber épais, en lignes rayonnantes régulières, est caractéristique.

NÆGGERATHIOPSIDÉES. — Ce groupe est formé de Cordaïtales gondwaniennes, c'est-à-dire du Permo-Carbonifère de l'hémisphère Sud. On n'en connaît que les feuilles d'un seul genre : *Næggerathiopsis* FEISTMANTEL.

Cordaïtacées peu connues. — Signalons ici quelques genres rangés avec les Cordaïtacées, mais connus seulement par leurs feuilles :

Le g. *Pelourdea* SEW. (*Yuccites* SCHIMPER et MOUGEOT, *Zamites grandis* ARBER, *Krammera* [CORDA] VELENOWSKY [1], *Desmiophyllum* LESQ., p. p.) était considéré, jadis, comme une Monocotylédone, mais FLICHE a rapproché ces *Yuccites* des Cordaïtes, et on le classe depuis dans ce groupe.

Ce genre a été trouvé depuis le grès bigarré triasique des Vosges et va jusqu'au Crétacé.

Les rameaux feuillés que l'on connaît rappellent beaucoup ceux du *Yucca*.

Le g. *Niponophyllum* STOPES et FUJII date du Crétacé sup. du Japon. Les feuilles de ce genre (seules connues) sont intéressantes par l'absence totale d'appareil sécréteur et de tissu de transfusion. Les faisceaux foliaires sont collatéraux et apparemment exarches.

Il n'est pas sûr que ces feuilles remarquables appartiennent aux Cordaïtales.

Le g. *Titanophyllum* REN., du Carbonifère de Commentry, a un limbe découpé en lanières à son extrémité.

RENAULT a rapproché ces feuilles des tiges connues sous le nom de *Colpoxylon* qui est une Médullosacée.

PITYACÉES

Cette petite famille n'est probablement composée que de deux genres qui étaient de grands arbres : *Pitys* WITHERAM (*Pissadendron* ENDL., *Archaeopitys* SCOTT et JEFFREY) et *Callixylon* ZAL., si ce dernier est une plante à ovule. Le premier date du Carbonifère inf., et le deuxième du Dévonien sup. et peut-être du Dévonien moyen (2).

Les Pityacées étaient des arbres à feuilles probablement en aiguilles, à moelle abondante et puissantes formations secondaires. La moelle est entourée de nombreux petits faisceaux primaires mésarches. Les petits faisceaux sont localisés sur le bord de la moelle (*Callixylon* ; *Pitys* s. str.) ou (*Archaeopitys*) dispersés dans toute la moelle. Les faisceaux périmédullaires émettent les traces foliaires. Rayons médullaires larges.

Chez *Pitys* et *Archaeopitys*, ces petits faisceaux mésarches sont, de plus, séparés du bois secondaire par une couche de parenchyme et n'entrent en contact avec lui qu'au moment de l'émission des traces foliaires.

Chez *Callixylon*, par contre, les petits faisceaux mésarches touchent le bois secondaire.

(1) KRAÜSEL écrit *Krannera* in ENGLER et PRANTL., *Gymnospermæ*, 1926.

(2) SEWARD et P. BERTRAND sont convaincus que *Callixylon* est aussi une Cordaïtale. KRAÜSEL (*Congrès Stratig. Carb. Heerlen*, II, 532, 1935, 37) incline aussi vers cette opinion.

Le bois secondaire est araucarioïde, avec parfois des aréoles sur les parois tangentielles et à larges rayons médullaires. Chez *Callixylon*, les aréoles radiales sont localisées dans certaines zones.

On ne connaît les organes reproducteurs d'aucun genre.

Les traces foliaires émises par les tiges sont simples. On connaît plusieurs espèces (trois) de *Pitys*, mais le genre *Callixylon* est monotype.

SEWARD range encore parmi les Pityacées les genres *Cænoxylon* ZAL., *Parapitys* ZAL., *Mesopitys* ZAL.

Ces genres ne sont basés que sur des restes de tiges du Carbonifère et du Permien.

Les Pityacées nouvellement décrites ont montré bien des points communs avec les *Araucaria* de la sect. *Eutacta*, qui permettent de conclure à l'existence de liens de parenté entre Cordaïtales et Conifères.

COUP D'ŒIL RÉTROSPECTIF SUR LES CORDAÏTALES

Les Cordaïtales sont considérées généralement comme Gymnospermes authentiques, mais elles sont, comme les Ptéridospermées, des Préphanérogames, car elles ne forment pas de graines.

Les traits qui distinguent les Cordaïtales des Ptéridospermées sont dans l'appareil reproducteur et l'anatomie. Les Cordaïtales, du point de vue anatomique, sont, dans l'ensemble, plus proches des Conifères, c'est-à-dire des Gymnospermes proprement dites, que des Ptéridospermées. La règle n'est cependant pas absolue. *Poroxyton*, *Mesoxylon*, les Pityacées, avec leur tige à bois centripète, jettent un pont entre les deux groupes. La feuille des Cordaïtales a une structure mésarche de Ptéridospermée.

Les Cordaïtales ont probablement joué un rôle important dans la phylogénèse des Gymnospermes et des Angiospermes. Il en sera question plus loin (p. 406).

Quelle est l'origine de ce puissant phylum? Deux hypothèses peuvent être retenues. La première admettrait que les Cordaïtales et les Ptéridospermées sont autonomes dès l'origine et sont issues séparément des Psilophytinées à une époque antérieure au Dévonien moyen. La deuxième ferait dériver les Cordaïtales des premières Ptéridospermées; ces dernières, tout en continuant à se développer à l'intérieur des limites de leurs possibilités phylétiques, auraient détaché très tôt un rameau à possibilités évolutives différentes caractérisées par la perte progressive du bois centripète de la tige, un appareil foliaire plus « phanérogame » et, en général, des aptitudes pour un grand avenir phylétique, alors que les Ptéridospermées conservaient en majorité la structure mésarche et une frondaison flicéenne.

L'hypothèse la plus raisonnable nous paraît d'admettre l'autonomie des Cordaïtales et des Ptéridospermées.

PLANTES A GRAINES

PHANÉROGAMES

I. — GYMNOSPERMES

Le caractère essentiel des G. est d'avoir des *ovules nus* directement accessibles au pollen, non enfermés dans un *ovaire*. Ces végétaux ont, de plus, un grand nombre de traits archaïques en rapport avec leur haute ancienneté.

Les travaux récents ont précisé les homologues entre les organisations ♂ et ♀ des G. et des Angiospermes. Il s'en dégage que l'archégone des G. diffère de celui des Angiospermes par le fait que la cellule du canal n'y est pas fécondable, sauf exception (*Ephedra campylopoda*). Il n'y a donc pas de double fécondation. La cellule fertile des G. est l'ootrophée, alors que chez les Angiospermes, c'est la cellule du canal.

A. — CYCADOPHYTES

Ce grand groupe, surtout mésozoïque, comprend les Cycadales, les Bennettiales et les Nilssoniales ; il est apparu, au plus tard, au Trias sup. Les Cycadales sont peut-être encore plus anciennes. Les Bennettiales et Nilssoniales ont atteint le Crétacé sup. Les Cycadales, par contre, font encore partie de la flore actuelle, mais sont, depuis le début du Crétacé, sur leur déclin.

Cycadales et Bennettiales ont beaucoup de caractères communs qui les rattachent directement aux Ptéridospermées, mais elles diffèrent surtout par l'organisation des appareils reproducteurs et leur ramification rarement dichotomique. Les Cycadales sont toutes unisexuées et dioïques, alors que les Bennettiales sont en majorité monoïques avec des appareils reproducteurs formant des ensembles évoquant la fleur hermaphrodite et un « gynécée » très particulier.

Récemment (1933), FLORIN a mis en évidence un caractère très important dans l'organisation des stomates, ce qui permet de distinguer les frondes stériles si longtemps confondues de ces deux classes. Les Cycadales ont des stomates *haplochéiles*, alors que ceux des Bennettiales sont *syndétocéiles* (1).

(1) Type *haplochéile* : La cellule-mère primordiale des stomates ne se divise qu'une fois et est donc, en même temps, la cellule-mère du stomate. Les cellules annexes sont formées ici par les cellules entourant la cellule-

1. — CYCADALES

L'ordre des Cycadales ne compte qu'une famille, les Cycadacées.

Cycadacées.

Généralités. — La famille comprend neuf genres habitant aujourd'hui les zones intertropicales et subtropicales des deux mondes. Les genres sont très dispersés.

Le genre ancien le mieux connu est *Palaeocycas* FLORIN, qui date du début du Jurassique (Rhétien), mais il y a des Cycadacées triasiques, et il est probable que les Cycadacées sont encore plus anciennes (1). *Lepatocyclotes* EMMERS. a été trouvé dans le Trias moyen.

Parmi les genres vivants, seul le g. *Cycas* est connu à l'état fossile.

Les relations vraisemblablement étroites entre les Cycadales, les Ptéridospermées et les Bennettitales, nous recommandent de nous familiariser rapidement avec l'organisation des Cycadacées vivantes. Celles-ci possèdent une foule de caractères archaïques.

Morphologie² externe. — LES ORGANES VÉGÉTATIFS. — La racine est un pivot solide émettant des racines latérales; certaines de celles-ci (*Encephalartos Hildebrandtii*) se ramifient parfois par dichotomie; chez certaines espèces, elles gagnent la surface du sol où elles se tuméfient sous l'influence de champignons mycorhiziques ou de Schizophytes.

Le tronc, monopodique ou sympodique, est plus ou moins haut; il ressemble, chez les espèces élevées, à celui d'un Palmier ou d'une Fougère arborescente, recouvert ou non des bases foliaires. Les feuilles sont insérées en spirales très surbaissées formant une couronne de frondes rappelant celles des Palmiers ou des Fougères (fig. 337).

Deux sortes de feuilles se succèdent en alternance régulière sur l'axe :

1° Les feuilles assimilatrices très rigides qui donnent au végétal sa physiologie particulière. Elles sont grandes, souvent enroulées en crosse dans le bourgeon (2) et rappellent les frondes des Fougères.

mère primordiale et ne sont pas issues de la cellule-mère primordiale elle-même (FLORIN).

Type *syndétocèle* : La cellule-mère primordiale des stomates se divise deux fois pour donner trois cellules (la 2^e division ne porte que sur une cellule). L'une des cellules-filles, la moyenne, est la cellule-mère du stomate; elle se divise encore une fois pour donner les stomates. Les deux autres cellules, issues de la cellule-mère primordiale, deviennent des cellules annexes; elles se divisent parfois encore davantage (FLORIN).

(1) Le g. *Sphenozamites* BRONGT. est Permien, mais on ne sait si c'est une Cycadale ou une Bennettitale.

(2) Chez *Dioon* et *Macrozamia*, elles ne sont pas enroulées.

2° Les feuilles écailleuses, qui sont des feuilles très réduites, laineuses, protégeant le bourgeon, ainsi que les ébauches des grandes frondes. A chaque émission d'une couronne de grandes feuilles en succède une formée de feuilles écailleuses.

Certaines Cycadacées fossiles (*Palaeocycas*, *Doratophyllum*) ont des feuilles assimilatrices entières (fig. 338).

La nervation montre également des caractères archaïques. Elle est toujours simple, jamais en réseau (1), fréquemment plusieurs fois dichotome.

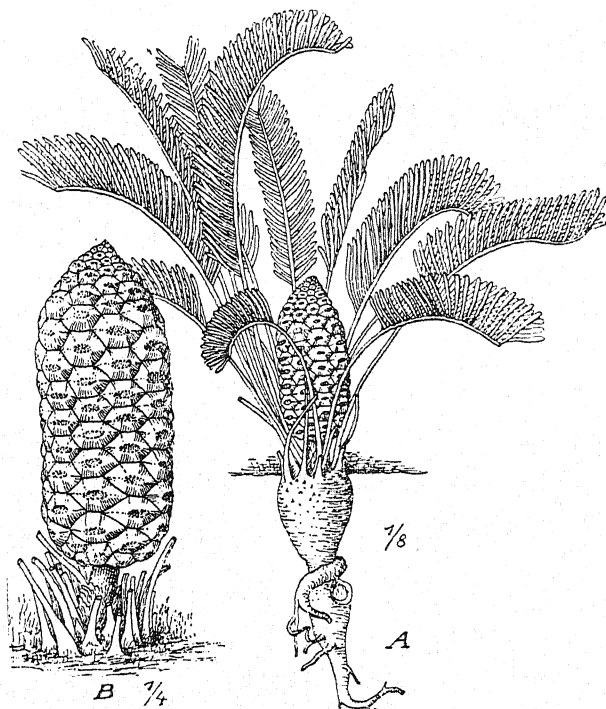


FIG. 337. — *Zamia floridana*.

A : plante entière. — B : cône (d'après WIELAND).

sans nervure médiane différenciée, sauf chez *Stangeria*, et, naturellement, lorsque la feuille est uninervée (*Cycas*).

Les Cycadacées sont dioïques. Il y a parfois une différence de ramification entre pieds ♂ et pieds ♀. Les premiers, chez *Cycas*, sont sympodiques, les seconds monopodiques.

Chez les *Cycas* ♀, les organes reproducteurs sont groupés au sommet de l'axe et, après la floraison, le tronc continue son accroissement. Ces plantes émettent en somme, de temps à autre, à la place de feuilles stériles, des feuilles fertiles, comme certaines Fougères développent, à certaines époques, des frondes sporifères à la place de frondes stériles.

(1) Sauf chez quelques Cycadacées fossiles (*Ctenis*).

Les *Macrozamia* et *Encephalartos* sont aussi des monopodes, mais à cônes fructifères émis latéralement.

Beaucoup d'autres Cycadacées (*Dioon*, *Stangeria*, *Zamia*, *Ceratozamia*) ont un appareil fructifère ♀ terminal.

LES ORGANES REPRODUCTEURS. — Les organes ♀ sont groupés distinctement en cônes, sauf chez *Cycas* et *Palaeocycas*. Dans ces deux genres, les ovules

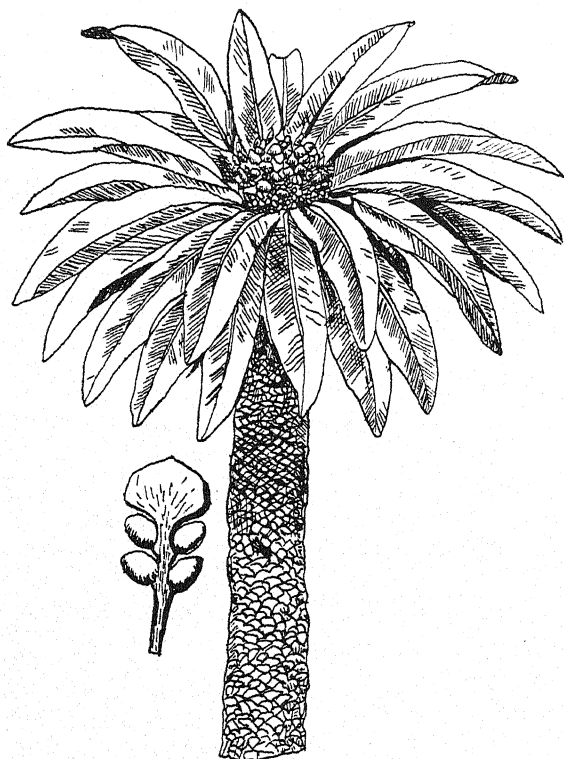


FIG. 338. — *Palaeocycas integer* (NATH.) FLORIN. Reconstitution.
Les feuilles isolées étaient connues sous le nom de *Bjuvia simplex* FLORIN;
à gauche : une feuille ovulifère (d'après FLORIN).

(2-10) sont portés par des feuilles homologues des feuilles végétatives, mais réduites, incomplètement divisées en folioles ou simplement dentées, à rachis très large ; les ovules sont fixés sur les bords de ces feuilles (fig. 338, 339, a-c) et occupent la place de folioles ; c'est le type d'organisation le plus primitif.

Ailleurs, le groupement en cônes est accompagné de modifications extrêmes des feuilles porte-ovules qui ont des formes en clou ou en écusson comparables à celles que nous voyons chez certains Conifères (fig. 339, d, e).

La figure 340 montre comment on peut interpréter la feuille ovulifère des *Cycas*, à partir d'une ramification dérivée d'une dichotomie.

Les ovules (fig. 341) sont gros, entourés d'un tégument unique vascularisé (*Cycas*) épais qui comprend, comme chez les Ptéridospermées, trois

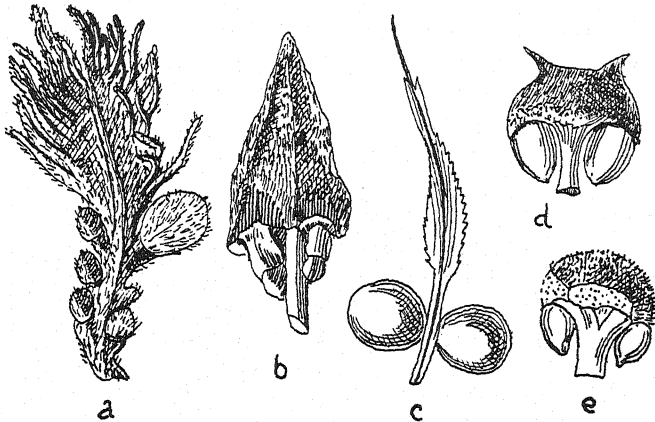


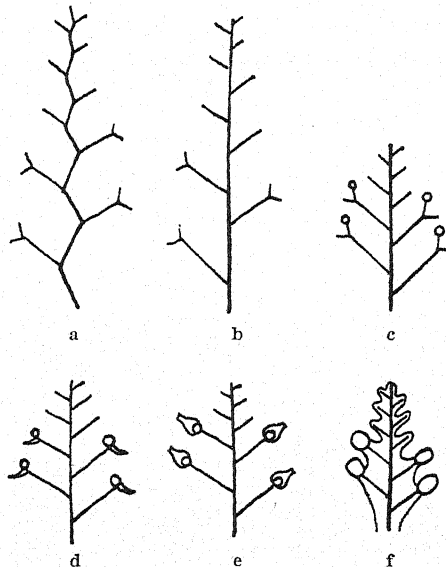
FIG. 339. — Diverses feuilles ovulifères des Cycadacées vivantes.

a : *Cycas revoluta*. — b : *Dioon edule*. — c : *Cycas Normanbyana*.
d : *Ceratozamia mexicana*. — e : *Zamia integrifolia* (pris dans VELENOWSKY).

couches : l'externe charnue, la moyenne très dure, et l'interne mince et charnue plus ou moins confondue avec le nucelle. Le nucelle est libre à

FIG. 340. — Schéma montrant l'origine de la feuille ovulifère des Cycadacées.

a : ramification dichotome-sympodique de départ.
f : l'aboutissement du développement phylétique par foliarisation, palmure et formation de l'ovule.



son extrémité avec une chambre pollinique; sa base est également nervée, mais les recherches récentes (*Cycas*) ont montré que cette vascularisation

entoure le nucelle sans y pénétrer. Elle est dans le tégument. La vascularisation est parfois plus complexe (*Dioon*, *Macrozamia*).

Le prothalle occupe la plus grande partie du nucelle. Il est entouré d'une puissante membrane différenciée (membrane de la mégaspore), qui se déchire au sommet pour permettre l'accès des anthérozoïdes aux archégones.

Les feuilles composant les cônes ♂ (fig. 342) sont généralement plus étroites et plus simples que celles des cônes ♀. Les sporanges recouvrent complètement et régulièrement la face inférieure des sporophylles ou sont ordonnés en plages séparées (*Zamia*). Ils sont groupés en sores de 2-6 spo-

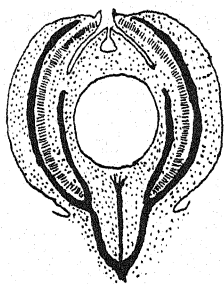


FIG. 341.

FIG. 341. — Ovule de *Cycas Rumphii* (× 5; d'ap. LIVER).



a

FIG. 342. — Microsporophylles d'*Encephalartos Friderici* Guillemi (a), de *Cycas circinalis* (d'après SCHUSTER).



FIG. 342.

ranges, insérés parfois (*Zamia*) sur un coussin méristématique, eu-sporangés, à paroi stomatifère et déhiscence longitudinale.

Les microspores sont minuscules, ovales, lisses, ornées d'un pli longitudinal. Leur nombre varie de 500 (*Zamia*) à 30.000 (*Dioon edule*) par sporange.

Elles germent en un prothalle mâle très réduit, producteur de volumineux anthérozoïdes, mobiles grâce à la présence de nombreux cils insérés sur une ligne spiralee.

La graine se forme sur la plante-mère.

Après la fécondation, il se forme sans tarder un proembryon volumineux généralement dicotylédoné (1) et sans radicule. Celle-ci ne se différencie qu'au moment de la germination.

La germination est immédiate, si les conditions sont favorables.

Anatomie. — Les Cycadacées, bien que Phanérogames authentiques, ont encore des traits de Fougères.

Le tronc des Cycadacées, dans le cas le plus simple (*Dioon*), a une struc-

(1) Chez *Ceratozamia*, il n'y a qu'un cotylédon par avortement du 2^e. Il n'y a parfois 3-6 cotylédons (*Dioon*, *Microcycas*).

ture eu-stélisque, une moelle abondante parcourue par un réseau de canaux sécréteurs, une zone vasculaire étroite, comme chez les Fougères, avec des formations secondaires lâches. Les rayons médullaires sont larges, assez hauts (une cinquantaine de cellules). L'émission foliaire a lieu avec production de brèches, comme chez les Fougères.

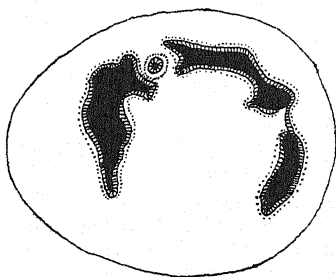


FIG. 343.

FIG. 343. — Tige d'une plantule d'*Encephalartos Barteri* CARRUTH. (pris dans ZIMMERMANN).

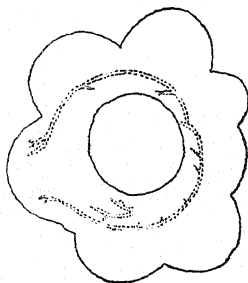


FIG. 344.

FIG. 344. — Parcours d'une trace foliaire dans le tronc d'un *Cycas* avant de gagner la sortie (pris dans ENGLER et PRANTL).

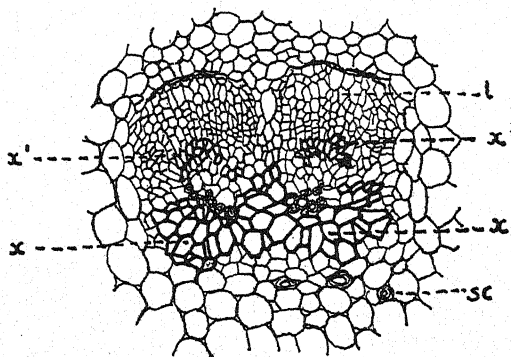
L'écorce est large, avec un réseau de canaux.

Les faisceaux de la tige sont endarches, caractère qui différencie nettement les Cycadales des Fougères et des Ptéridospermées.

Des zones d'accroissement annuelles sont rares (*Dioon*).

FIG. 345. — Vascularisation d'un rachis de fronde de Cycadale (*Stangeria paradoxa* MOORE).

x : métaxylème centripète.
x' : métaxylème centrifuge (entre les deux, le protoxylème).
sc : sclérites.
l : liber
(pris dans SCOTT).



Le protoxylème est formé de trachéides spiralés et même scalariformes (*Stangeria*). Le métaxylème est aréolé radialement (1).

Chez *Macrozamia*, *Encephalartos*, *Stangeria*, on a reconnu des faisceaux dans la moelle, mais leur signification est très différente suivant les genres.

Chez *Stangeria*, sympodique, ils résultent de la nécessité de raccorder le point végétatif terminal dévié et devenu cône avec la vascularisation du bourgeon latéral qui continue le tronc. Ils ne se manifestent donc que chez

(1) Il y a parfois aussi des aréoles sur les autres parois.

les Cycadacées qui ont fleuri, puisque le tronc ne se ramifie que par la floraison.

Chez *Macrozamia* et *Encephalartos*, monopodiques, les faisceaux médullaires forment un système anatomique autonome lié à la nature même de ces genres et légué par les ancêtres. Ils évoquent les petites stèles centrales des *Medullosa*.

La vascularisation, dans beaucoup de genres (*Cycas*, *Macrozamia*, *Encephalartos*, *Bowenia*), se complique par la présence, dans l'écorce, de faisceaux libéro-ligneux supplémentaires. L'orientation de ces faisceaux est parfois inverse.

Cette observation a été retenue comme indice de la descendance des Cycadales des Médullosacées.

Toutes les structures des Cycadales paraissent dériver d'une structure anatomique primitive qui survit dans la plantule de certaines d'entre elles (*Ceratozamia mexicana*, *Dioon*) sous forme d'une protostèle typique ou à moelle mixte, entourée de liber. Cependant, certaines Cycadales ont une anatomie complexe dès la plantule (*Encephalartos Barteri* CARRUTH., fig. 343).

Chaque rachis foliaire reçoit à sa base deux faisceaux (fig. 344) issus de la division d'une émission unique qui a suivi un parcours assez compliqué autour du tronc avant de gagner le rachis qui lui est assigné (1). Plus haut, ces faisceaux se divisent plus ou moins.

Chemin faisant, ces faisceaux, qui étaient encore endarches dans l'écorce de la tige, deviennent mésarches dans le rachis (fig. 345). Le bois centripète est souvent sous forme de tissu de transfusion.

Aux extrémités, le bois centrifuge peut même complètement disparaître dans la foliole (*Dioon*) et ne laisser subsister que le bois centripète.

Chez les *Cycas*, dont les folioles n'ont qu'une seule nervure, il y a encore quelques trachéides disséminés dans le mésophylle foliaire; ils sont homologues des nervures latérales des folioles des autres genres.

Les racines des Cycadales sont 2-8 arches. Elles n'offrent aucun caractère anatomique particulier.

Les Cycadacées fossiles.

On a décrit un nombre assez élevé de genres de Cycadacées fossiles, certains à l'aide de restes d'appareils reproducteurs, d'autres basés sur des fragments stériles (frondes ou tiges). On a rarement trouvé des graines; le g. *Carpolithus* L., considéré comme graine de Cycadacée, est douteux.

Dans la suite, beaucoup de ces genres attribués aux Cycadales ont été reconnus appartenir à d'autres groupes: *Dictyozamites* OLDHAM, *Bucklandia* PRESL., *Pseudocycas* NATH., *Anomozamites* SCHIMP., *Zamites* BRONGT., *Cycadites* STERNBG., etc., sont des Bennettitales; d'autres sont peut-être des Conifères (Ex.: *Ceratozamia Hofmanni* ETTINGH., du Miocène; *Podozamites distans* PRESL., du Rhétien; *Zamioctrobus*

(1) Ce parcours n'a été vu que dans les Cycadales récentes et non chez les espèces mésoïques. Dans la zone florale, les raccords anatomiques sont plus simples; il y a passage direct des faisceaux de la stèle caulinare aux feuilles fructifères.

Saportanus SCHIMP., du Miocène, etc.), d'autres des Monocotylédones (Palmiers) (Ex. : *Cycadites Escheri* HEER, du Miocène; *Ceratozamites vicetinus* MESCH., de l'Oligocène; *Zamia Noblei* HOLLICK, du Tertiaire moyen, etc.), d'autres des Fougères ou même des Dicotylédones (Ex. : *Zamia australis* BERRY, du Tertiaire moyen; *Anomozamites Muelleri* ETTINGH., du Tertiaire; *Cycadeospermum SAPORTA*, du Tertiaire), ou des Nœggerathiales (Ex. : *Plagiozamites ZEILLER*).

Enfin, certains genres, tels *Taeniopteris*, comprenaient même des restes appartenant à la fois aux Bennettiales, Fougères, Ptéridospermées et Nilssoniales. Les Cycadales fossiles authentiques sont donc aujourd'hui très réduites. Certains *Allicospermum* représentent des graines isolées fossiles de C. (voir encore p. 363).

SCHUSTER et FLORIN, que nous suivons principalement ici, considèrent comme appartenant sûrement aux Cycadales les fossiles suivants :

POUR LE TERTIAIRE

<i>Cycas Fujiana</i> YOKOHAMA, du Paléocène et Eocène.	Fronde de <i>Cycas</i> voisine de <i>C. revoluta</i> .
<i>Zamia tertiaria</i> ENGELH., de l'Oligocène (Eocène ?).	Fronde de Cycadacée, mais probablement pas de <i>Zamia</i> .
<i>Zamites epibius</i> SAP. (fronde), de l'Oligocène.	Fronde de Cycadacée indéterminable.
<i>Ceratozamia</i> , de l'Eocène (Alaska).	
<i>Dioon</i> , » » »	

POUR LE CRÉTACÉ

<i>Cycadites</i> STERNBG. (dans tout le Crétacé).	« Genre de formes » groupant des restes de frondes stériles; on ne peut les déterminer avec plus de précision, mais elles sont probablement d'origine cycadéenne. Certaines C. sont des <i>Podocarpus</i> (p. 395).
<i>Almargemia</i> FLORIN.	Très probablement une Zamioïdée.
<i>Encephalartos cretaceus</i> LESQ., du Crét. inf.	Fronde de Cycadacée, mais pas d' <i>Encephalartos</i> .

POUR LE JURASSIQUE

<i>Pseudopterophyllum</i> , du Rhétien.	Fronde de Cycadacée.
<i>Cycadospadix Moraeus</i> (POMEL) SCHIMP., du Corallien.	} Macrosporophylles de Cycadoïdées.
<i>Cycadospadix Hennocquei</i> (POMEL) SCHIMP., de l'Hettangien (fig. 346).	
<i>Cycadospadix Pasinianus</i> ZIGNO, du Kimméridgien.	
Plantes fossiles.	

- Ctenis* sp. plur., du Rhétien au Jur. moyen. Fronde de Cycadacée.
- Beania gracilis* CARRUTH. (1), du Jur. moyen. } Cônes ♀ de Zamioïdées.
- Beania Carruthersi* NATH., du Jur. sup. } Cônes ♂ d'un *Cycas* ou d'une Zamioïdée.
- Androstrobis Balduini* SAP., du Bathonien. } Frondes de Cycadales.
- Doratophyllum Harrisi* (2 esp. du Rhétien). } Macrosporophylle d'une Cycadoïdée.
- Palaeocycas* (*Cycadospadix*) *integer* (NATH.) FLORIN, du Rhétien. } Reste de Cycadale voisine de *Dioonitocarpidium*.
- Fraxinopsis* WIELAND, du Rhétien. }

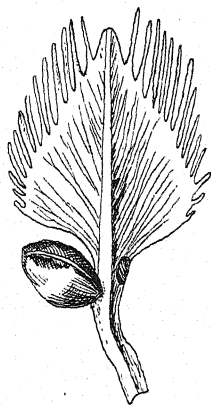


FIG. 346.
Cycadospadix
Hennocquei (PEAN.)
SCHIMP.
Macrosporophylle
(Hettangien).

POUR LE TRIAS

- Zamioidea Keuperina* SCHUSTER, du Keuper (*Cycadospadix triassicus* KRASSER ex parte). Macrosporophylle d'une Zamioïdée (2).
- Zamioidea macrozamioidea* SCHUSTER (*Cycadocarpidium macrozamioidea* SCHUSTER), du Keuper. Macrosporophylle d'une Zamioïdée, sans doute représentant un type archaïque de la tribu.
- Dioonitocarpidium pennaeforme* RUEHLE V. LILIENST., du Muschelkalk sup. Macrosporophylle d'une Cycadacée.
- Lepatocyclotes triphyllus* (HEER) SCHUSTER, du Muschelkalk sup. Macrosporophylle d'une Cycadacée.
- Androstrobilus triassicus* (KRASSER) SCHUSTER. Cône ♂ de Cycadacée (3).
- Moltenia dentata* DU TORT, du Keuper sup. Reste de feuille de Zamioïdée, peut-être souche des Cycadacées australes (SCHUSTER).
- Walkomia* (*Sphenozamites*) *Feistmantelli* (JOHNST.) SCHUSTER, du Trias-Jurassique de Tasmanie. Reste de feuille de Zamioïdée.

(1) Certains auteurs en font des Nilssoniales (p. 359).

(2) Le fossile a été rapproché des *Pterophyllum* (Bennettitale).

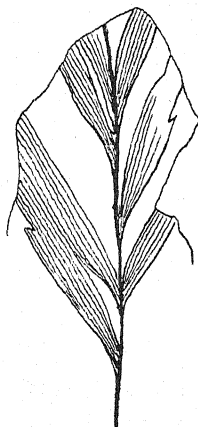
(3) Ce fossile est peut-être en rapport avec *Pterophyllum* (Bennettitale).

Si nous groupons ces restes par ordre systématique, nous constaterons qu'il existe, à l'état fossile, en nous limitant aux restes indiscutables :

- 1° Cycadoïdées : *Cycas*, *Cycadospadix*, *Palaeocycas*.
- 2° Zamioïdées : *Zamioidea*, *Beania*, *Moltenia*, *Walkomia*, *Almargemia*, *Ceratozamia*.
- 3° Dïoonoïdées : *Dioon*.
- 4° Cycadales d'attribution non précisée : *Pseudopterophyllum*, *Doropterophyllum*, *Fraxinopsis*, *Lepacyclotes*, *Androstrobilus*, *Androstrobus*, *Dioonitocarpidium*, *Ctenis*.
- 5° Genre collectif non démêlé : *Cycadites*.

Les autres tribus (Stangéroïdées, Bowénioïdées) n'ont pas encore été identifiées (1).

FIG. 347.
Fragment de fronde
d'*Almargemia*
dentata (HEER) FLORIN
(d'après FLORIN).



De plus, les genres collectifs suivants sont considérés comme renfermant sûrement des Cycadales avec des restes appartenant à d'autres groupes : *Pseudecten*, *Pterophyllum*, *Zamites*, *Dioonites*, *Ptilophyllum*, *Otozamites*.

Voici quelques détails sur certains genres :

Palaeocycas FLORIN. — Ce genre est connu par une espèce, *P. integer* (NATH.) FLORIN, trouvée dans le Rhétien. FLORIN en a fait récemment une étude détaillée et a montré que les frondes connues sous les noms de *Bjuvia simplex* FLORIN et *Cycadospadix integer* NATH, sont les feuilles stériles et fertiles de l'espèce (fig. 338).

P. integer avait probablement le port de *Cycas revoluta*, avec un tronc plus ou moins haut (quelques mètres au max.), simple, terminé par une couronne de frondes souples, disposées en ordre spiralé, grandes (jusqu'à 1 m.), non divisées, à limbe lancéolé probablement muni d'un fort pétiole (2). Le

(1) Les *Stangerites* décrits à plusieurs reprises sont encore très douteux.

(2) Les frondes étaient parfois déchirées accidentellement comme les feuilles de *Musa*. Notons, à l'inverse, que chez *C. revoluta* à feuilles régulièrement pennées, on observe parfois une tendance vers la formation d'un limbe entier par conrescence des pennes.

limbe était parcouru par de nombreuses nervures secondaires parallèles, simples, mais se divisant parfois dichotomiquement au voisinage de leur sortie du rachis.

Les macrosporophylles rappellent beaucoup ceux de *C. revoluta* et étaient disposés comme chez cette espèce.

Beania CARRUTHERS. — Ces plantes ont été comparées avec les Ginkgoales, mais ce sont des Zamioïdées. *Zamia floridana* Dc. var. *integrifolia* SCHUSTER paraît très voisin des *Beania*, mais ces dernières plantes étaient probablement naines.

Moltenia DU TOIT. — Ce genre (2 espèces) est du Keuper sup. du Karoo. Les restes sont des pennes ressemblant beaucoup à celles d'*Encephalartos villosus* LEMAIRE.

Walkomia SCHUSTER, non FLORIN. — Cette Cycadacée ressemble beaucoup à *Moltenia*, mais les pennes sont lancéolées et non décurrentes.

Almargemia FLORIN. — FLORIN a donné ce nom au g. *Ctenidium* HEER, nom qui appartenait déjà à un genre de Bryophytes.

Ce genre date de l'Aptien du Portugal.

A. dentata (HEER) FLORIN (*Ctenidium dentatum* HEER, *C. integerrimum* HEER) était une petite Cycadacée à petites frondes courtement pétiolées, imparipennées, à pennes peu nombreuses (max. : 10 de chaque côté), lancéolées-linéaires, entières ou munies de deux dents ou lobes, décurrentes, parcourues par de fines nervures parallèles plus ou moins dichotomes (fig. 347).

Ce fossile est certainement une fronde de Cycadale, comme le prouve encore l'appareil stomataire. Ses affinités les plus grandes sont avec les *Zamia* actuels. *Zamia pygmaea* SIMS., de Cuba, en donne bien une idée.

Cycadaceles fossiles d'attribution non précisée.

Dioonitocarpidium R. v. LILIENTH. — Les frondes décrites sous le nom de *Dioonites pennaeformis* SCHENK représentent, selon SCHUSTER, les parties stériles des macrosporophylles de ce genre.

Fraxinopsis WIELAND. — Fruits (*F. major* et *F. minor* WIEL.) du Rhétien d'Argentine, rappelant les samares de Frêne. Contrairement à ce qu'on a cru, ces fruits ne sont pas des restes d'Angiospermes. SCHUSTER a montré que ce genre est à placer au voisinage de *Dioonitocarpidium*.

Ctenis LINDL. et HUTT. — FLORIN a montré que beaucoup de *Ctenis* (Rhétien-Jurass. moyen) sont des Cycadales et non des Nilssoniales, comme on l'avait admis souvent (SEWARD). Citons, dans ce genre, *Ct. sulcicaulis* (PHILLIPS) WARD., *C. Nathorsti* MÖLLER, etc.

On n'en connaît que des frondes stériles, simplement pennées, à pennes plus ou moins décurrentes opposées ou alternes, insérées sur le bord du rachis, à bord entier, à nervures plus ou moins parallèles et dichotomes atteignant le bord du limbe et s'anastomosant, sans nervure médiane différenciée.

Pseudopterophyllum FLORIN. — *P. cteniforme* (NATH.) FLORIN (Rhétien) avait été rapproché par NATHORST des *Pterophyllum*. C'est une fronde de Cycadacée voisine de celle des *Ctenis*, mais dont les nervures sont peu apparentes et ne semblent pas se ramifier ni s'anastomoser.

Doratophyllum HARRIS. — Ce genre (Rhétien) désigne de petites frondes entières, non composées de folioles, lancéolées, linéaires, d'une dimension de 9 cm. environ sur 16-30 mm., à rachis large (3-4 mm.), courtement pétiolées (*D. Nathorstii* FLORIN). Les nervures latérales ont un parcours en « S » très plat, semblable à celui de *Bjuvia* (*Palaeocyas*), mais ne se ramifiant pas ou seulement une fois.

Genres collectifs de Cycadacées fossiles non démêlés.

Cycadites STERNBERG. — SCHUSTER groupe dans ce genre de forme tous les restes de frondes stériles datant du Crétacé ayant les caractères des *Cycas* actuels. *C. Escheri* HEER, du Miocène, n'est pas une Cycadale.

ANNEXE

Autunia KRASSER. — Ce genre a été créé par KRASSER pour désigner *Cycadospadix Milleryensis* REN., qui n'a rien de commun avec les vrais *Cycadospadix*, lesquels sont des restes de Cycadales authentiques.

A. Milleryanus (REN.) KRASSER, du Houiller et Permien d'Epinac, est un cône lâche rappelant *Stangeria paradoxa*.

Selon SCHUSTER, cette plante serait peut-être une Ptéridospermée intermédiaire entre ces végétaux et les Cycadales. Cependant, aucune Ptéridospermée n'a de cône. Nous maintenons, pour cette raison, ce genre parmi les Cycadales.

REMARQUES RÉTROSPECTIVES SUR LES CYCADALES

Les Cycadacées sont indiscutablement issues des Ptéridospermées. Certains groupes (Médullosacées, Cycadoxylacées) sont des Pt. qui paraissent proches des Cycadales. Le port filicéen, avec le tronc parfois recouvert des bases foliaires, les frondes souvent enroulées en crosse et pennées, un certain nombre de traits anatomiques, tels les trachéides scalariformes, la moelle abondante, la dioecie et, enfin, l'ovule indiquent clairement la parenté; *Sphenopteris zamioïdes* (fig. 311) est étonnamment cycadoïde. Par ailleurs, la structure, en principe eu-stélisque, le mode d'émission des frondes, évoquent les plantes supérieures.

Mais les C. sont des Phanérogames. Leur ramification est monopodique ou sympodique. L'embryon se forme sur la plante-mère, et c'est

une véritable graine qui est disséminée. La graine est capable de germer immédiatement, et il y a là comme un souvenir de l'origine préphanérogame de ces plantes dont les ovules, après la fécondation, ne connaissent sans doute, comme nous le pensons, pas de période de repos.

La structure anatomique des C. est caractérisée par une régression très nette du métaxylème centripète, qui devient le fameux tissu de transfusion.

Les C. polystéliques évoquent une parenté spécialement avec les Médullosacées. Cette hypothèse a été plusieurs fois retenue, d'autant plus que les plantules (1) de certaines Cycadales vivantes (*Encephalartos Barteri*) ont une structure qui rappelle beaucoup celle des Médullosacées; mais ces affinités n'ont pu être confirmées jusqu'à ce jour, parce que certaines C. (*Ceratozamia*) ont des plantules prostostéliques, ce qui laisse supposer que les C. les plus anciennes ont dû avoir une structure simple. Or, au moment où les C. ont fait leur apparition, on ne connaissait plus de Médulleuses, et les Médulleuses les plus jeunes sont polystéliques.

L'anatomie a des points de contact non seulement avec les Médullosacées, mais encore avec d'autres Ptéridospermées, telles les Cycadoxylacées (*Ptychoxylon*).

Par ailleurs, nous ne connaissons pas encore assez l'appareil reproducteur ♀ des Médullosacées; nous ignorons, en particulier, comment les ovules étaient fixés sur ces plantes.

L'origine des faisceaux inverses des Cycadales peut être dans une fragmentation de la stèle des Ptéridospermées (*Ptychoxylon*, p. 294) ou dans la disparition partielle de certains éléments anatomiques. Si l'on supprimait certaines parties de la vascularisation de *Medullosa Leuckarti*, il n'en subsisterait que des fragments diversement orientés (fig. 348 et 295, C).

En somme, l'incertitude quant à l'origine des C. ne règne qu'au sujet du groupe précis de Ptéridospermées qui est à l'origine de ces végétaux. Les C. diffèrent des Ptéridospermées, parce qu'elles forment de véritables graines, par une tendance à former des cônes et par leur ramification jamais dichotomique (au moins chez les formes vivantes).

Les C. se sont vraisemblablement détachées des Ptéridospermées protostéliques ou monostéliques, et leur structure s'est compliquée avec le temps de la même manière que chez les Ptéridospermées. Il y a, à cet égard, un parallélisme curieux entre l'évolution anatomique des Ptéridospermées et des C., débutant par une protostèle et aboutissant à la polystélie. Cependant, chez les C., la réduction du métaxy-

(1) On sait que les plantules ont souvent des caractères anatomiques archaïques donnant des indications sur l'origine phylétique des plantes.

lème centripète est très nette, alors que ce tissu persiste chez toutes les Ptéridospermées. Compte tenu de cette remarque, on peut dire que les C. à structure complexe sont, vis-à-vis des C. simples, ce que les Médullosacées sont vis-à-vis des Ptéridospermées simples.

Chez les *Ptychoxylon*, *Medullosa*, le stade ultime était atteint dès le Permien, alors que les Cycadacées ne semblent avoir acquis ce degré de complexité, d'après nos connaissances actuelles, que beaucoup plus tard.

Le système anatomique des Médulleuses, composé de faisceaux centraux entourés de stèles plus ou moins rubanées et inégalement développées, comme celui des Cladoxylales, ne devait pas constituer un

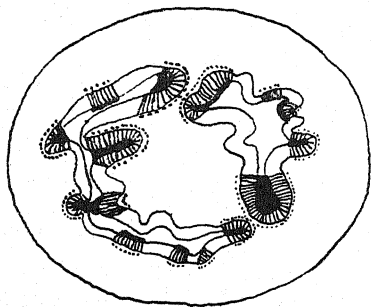


FIG. 348.

FIG. 348. — Appareil vasculaire de *Medullosa Leuckarti* GÖPP. et STENZ, dessiné fragmentairement pour montrer l'origine possible des stèles inverses (d'après ZIMMERMANN).

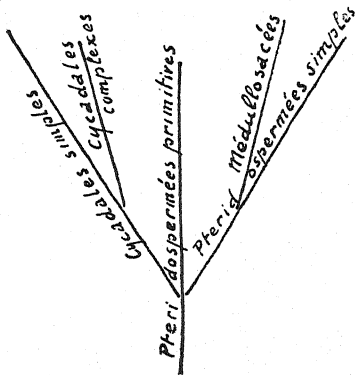


FIG. 349.

FIG. 349. — Origine probable des Cycadales (d'après nos connaissances actuelles).

équipement mécaniquement parfait, et c'est peut-être l'une des causes de la disparition rapide de ces végétaux.

Le schéma suivant (fig. 349) exprime la phylogénèse possible des deux lignées, Médullosées et Cycadales.

2. — BENNETTITALES

Généralités. — Le 2^e groupe des Cycadophytes est représenté par les Bennettitales.

Ces végétaux constituaient au Mésozoïque un monde. Ils formaient

probablement un groupe extrêmement nombreux (1). Ils sont apparus au Trias inf. (*Otozamites*) (2), mais se sont multipliés surtout au Jurassique; la période de l'apogée semble avoir été le Crétacé inf.; ultérieurement, elles ont rapidement décliné. Les dernières B. ont atteint le Cénomanién. Un des derniers représentants est le *g. Pseudocycas* NATH., connu seulement à l'état de frondes (3).

Cet ordre comprend vraisemblablement plusieurs familles, mais elles n'ont pas encore pu être précisées.

Les organes végétatifs des Bennettitales. — Les troncs ou tiges sont de taille variable, entre quelques centimètres (*Cycadeoidea pumila* FLICHE et ZEILLER, *Cycadella* WARD.) et plusieurs mètres (*C. gigantea* SEW., *C. Jenneyana* WARD.), cylindriques, ou plus ou moins bulbeux, ou grêles (*Wielandiella* NATH., *Williamsoniella* THOMAS), nus (*Wielandiella*), ou couverts de bases foliaires persistantes, entremêlées d'écailles ou de poils scarieux rappelant ceux des rachis de Fougères. Ils sont simples (*Williamsonia*) ou ramifiés par fausse dichotomie (*Wielandiella*, *Williamsoniella*), ou monopodiques (*Cycadeoidea*).

La présence des écailles est caractéristique; elles sont non seulement entre les feuilles, mais encore sur les bases foliaires, les bractées involucales, les pédoncules fructifères.

Les frondes (*Zamites* BRONGT., *Dioonites* MIQUEL, *Otozamites* F. BR., *Dictyozamites* OLDH., *Ptilophyllum* MORRIS, *Pseudocycas* NATH., *Cycadites* pp. STERNBG., *Anomozamites*, etc.) étaient de taille très variable, très grandes (jusqu'à 3 m. de longueur et 20-100 pennes par côté), pennées, groupées au sommet de la tige, comme chez les *Cycas*, plus ou moins filicoïdes, mais peut-être non enroulées en crosse dans leur jeunesse, ou petites, entières, d'allure de feuilles d'Angiospermes. Elles étaient en bouquets aux fourches des rameaux (*Wielandiella*) ou insérées en spirales lâches sur les rameaux (*Williamsoniella*). La nervation était libre, rarement en réseau (*Dictyozamites*).

Ces frondes ont été longtemps confondues avec des Cycadales, mais FLORIN a observé que la structure des stomates (syndétocéphiles) permet de distinguer très nettement Cycadales et B. (voir p. 329). Ces caractères de l'épiderme sont valables non seulement pour les feuilles stériles, mais aussi pour les microsporophylles et les écailles interséminales (LIGNIER, FLORIN), et même pour la graine.

(1) WIELAND en a estimé le nombre à 30-40.000 espèces.

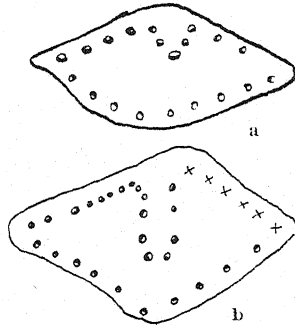
(2) Au Permien, suivant certains auteurs, si *Sphenozamites* BRONGT. est une Bennettitale.

(3) Toutes les espèces rapportées à ce genre ne sont sans doute pas des Bennettitales (FLORIN).

L'anatomie des tiges est eu-stélisque et rappelle beaucoup celle de certaines Cycadacées.

Au centre, il y a, en général, une moelle volumineuse parcourue par de nombreux canaux sécréteurs, sans faisceaux médullaires. Elle est entourée d'un ou de plusieurs (*Cycadeoidea Yatesi* CARRUTH.) anneaux libéro-ligneux.

FIG. 350.
Coupe à travers
le pétiole
des Bennettitales
a : *Cycadeoidea dacotensis*.
b : *Cycadeoidea superba*
(d'après WIELAND).



Protoxylème endarche; formations secondaires de Cycadales et rayons médullaires plus ou moins larges, sauf chez *Williamsonia*. La couche de bois, en général, est sans zonation, peu épaisse et assez lâche, mais il y a des exceptions (*Cycadeoidea Jenneyana*). Les trachéides du protoxylème sont spiralés, ceux du bois secondaire scalariformes, plus rarement aréolés (*Cycadeoidea micromyela* MORIÈRE). Les faisceaux inverses sont incommuns.

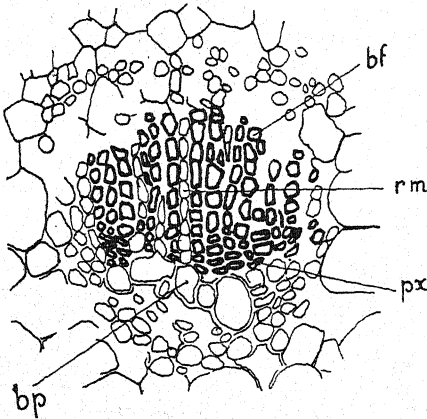


FIG. 351. — Faisceau
pétioleaire de Bennet-
titale (*Cycadeoidea*
dacotensis). Détails.
px : protoxylème.
bp : bois centripète.
bf : bois centrifuge.
rm : rayon médullaire
(d'après WIELAND).

L'écorce est, déduction faite des restes persistants des pétioles de frondes, généralement assez mince; elle est également pourvue d'organes sécréteurs.

Les émissions foliaires partent du cylindre central. Elles gagnent directement le rachis des frondes sans faire les détours que nous avons remarqués chez les Cycadales. De plus, chaque fronde reçoit une trace simple, mais qui se divise plus ou moins avant de pénétrer dans le rachis, ce qui distingue les Bennettitales des Cycadales (fig. 350).

La disposition des cordons foliaires de *Cycadeoidea micromyela* est identique à celle qu'on rencontre chez *Stangeria* et *Bowenia*; celle de *C. ingens* se retrouve chez *Encephalartos*.

Les faisceaux pétiolaires ont en général du métaxylème centripète (*C. Gibsoniana* CARR., *C. gigantea*, *C. dacotensis* MACBRIDE [fig. 351]), mais ce bois manque chez certaines espèces (*Cycadeoidea micromyela*) (LIGNIER). Les faisceaux ultimes des frondes sont toujours mésarches.

Les racines sont mal connues. On y a vu une ornementation scalariforme et de larges poils.

Les organes reproducteurs des Bennettitales. — Les organes reproducteurs sont groupés en « fleurs ».

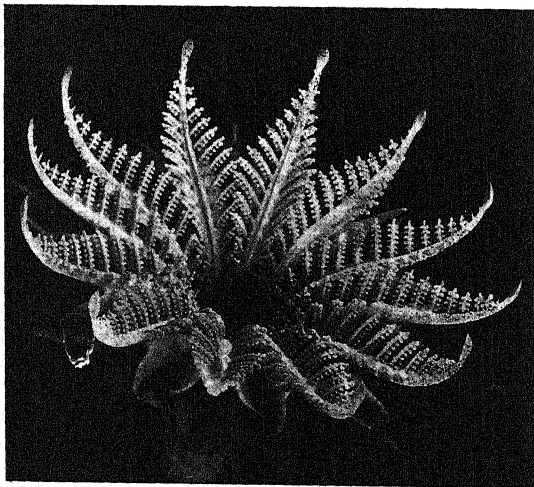


FIG. 352. — Une fleur de *Cycadeoidea ingens*
(grand. pr. nat.; d'après WILLIAMSON).

Ces fleurs apparaissaient sur les troncs, tantôt entre les insertions foliaires et probablement à leur aisselle, tantôt à l'aisselle des ramifications dichotomiques ou dans la couronne foliaire. Elles sont sessiles ou pédonculées, hermaphrodites ou unisexuées, monoïques ou dioïques, nues ou entourées d'un « périanthe » plus ou moins étalé ou campanulé (fig. 352, 356). L'androcée est formé de nombreuses « étamines » verticillées, libres (*Cycadeoidea*) ou plus ou moins concrescentes (*Williamsonia*), simples ou pennées à ramification libre (*Cycadeoidea*) ou palmée (*Williamsonia*), parfois soudées au « périanthe »; les anthères (fig. 361) sont nombreuses, en synanges rappelant ceux des Marrattiales. Le pollen est allongé; on n'y a pas vu de prothalle (fig. 361). Le gynécée (fig. 358, 359) forme un réceptacle très convexe sur lequel sont fixés de nombreux ovules uni-

tégumentés de petite taille dépassant rarement 1 cm., pédonculés ou sessiles, donnant des graines à embryon dicotylé avec hypocotyle et radicule relativement grands et très peu d'endosperme (fig. 362). WIELAND pense qu'il y a peut-être un proembryon, mais celui-ci est mal connu. Les ovules sont parfois involuqués (*Vardeklæftia conica* HARRIS, *Bennetticarpus crossospermus* HARRIS, *Williamsonia Sewardiana* SALINI).

Autour des pédoncules fertiles, il y a des écailles interséminales en

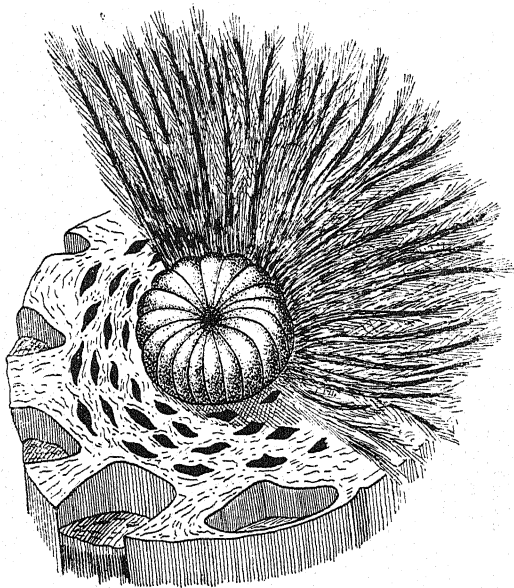


FIG. 353. — Vue idéale d'un bouton de *Cycadeoidea dacotensis* (d'après WIELAND).

massue, fortement cutinisées à l'extrémité extérieure et congrescentes formant une carapace dans laquelle seuls les canaux micropylaires sont libres (fig. 358, 360).

Les B. comprennent quatre genres principaux, que nous connaissons bien, *Cycadeoidea* BUCKL., *Williamsonia* CARRUTH., *Wielandiella* NATH. et *Williamsoniella* THOMAS, auxquels il faut ajouter un certain nombre de plantes représentées seulement par des formes stériles ou fertiles encore mal définies.

Principaux genres de Bennettitales. — *Cycadeoidea* BUCKL. — L'étude de ce genre complète notre documentation sur l'organisation des B. Le g. C. est représenté par un grand nombre d'espèces, trouvées surtout

en Amérique du Nord. Il a vécu du Keuper au Crétacé inf., mais surtout au Wealdien. C'étaient des B. souvent grandes, hermaphrodites, à port de *Cycas* ou de Palmiers modérément ramifiés. Certaines espèces étaient naines.

Les fleurs sont hermaphrodites, axillaires, sessiles sur le tronc, parfois très grandes (plus de 10 cm. de diamètre) (fig. 352).

Les fleurs sont très nombreuses (1). Celles d'un individu sont toujours toutes dans un même état de développement.

Chez C., les fleurs sont, au moins chez les espèces connues, toujours ♀. Cependant chez *C. Gibsoniana* (CARRUTH.) SEW. et *C. Morierei* SAP. et MAR., on n'a pas trouvé de trace d'organes ♂. WIELAND suppose que *C. Jenneyana*

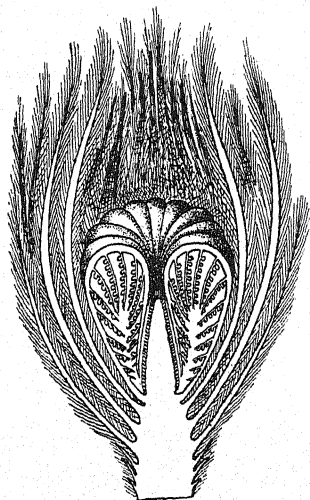


FIG. 354.

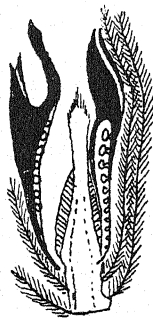


FIG. 355.

FIG. 354. — Coupe d'un bouton de *Cycadeoidea dacotensis* (d'après WIELAND).

FIG. 355. — Coupe schématique d'une fleur de *Cycadeoidea colossalis* (d'après WIELAND).

avait des fleurs unisexuées par avortement. Le même savant pense que les C. étaient habituellement protandres; certaines, par contre, protérogynes.

Les « fleurs » sont, en très grand nombre, enchâssées sur le tronc entre les bases persistantes des frondes et probablement à leur aisselle (*C. Gibsoniana*). Elles sont insérées en quinconces plus ou moins réguliers. Lorsqu'elles sont sessiles, elles laissent, après leur chute, des traces arrondies entourées d'une série plus ou moins nombreuse de cicatrices disposées concentriquement autour d'elles et représentant la section transversale des organes foliacés.

Certaines espèces avaient des « fleurs » portées par des pédoncules assez longs situés au sommet de la tige, au milieu de la couronne de feuilles.

Une « fleur » se présente (fig. 352-357) comme un axe court, trapu, terminé en cône, de forme variée, parfois très surbaissé (*C. Morierei*). Il porte à la base de nombreuses feuilles bractéiformes insérées densément en ordre spiralé, plus ou moins pubescentes, parcourues par plusieurs (trois ou plus) faisceaux vasculaires et des canaux sécréteurs.

(1) Chez certaines espèces, chaque base foliaire portait une fleur.

Ces bractées fonctionnent comme un péricarpe. Elles protègent les autres organes qui sont les organes reproducteurs proprement dits. Anatomique-

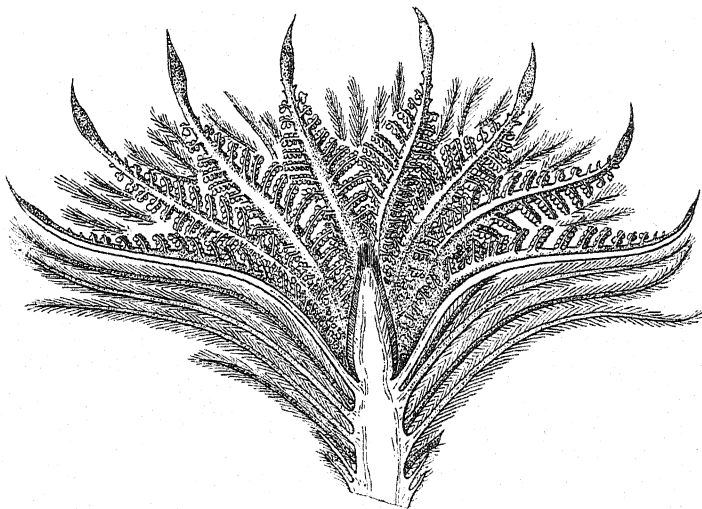


FIG. 356.

FIG. 356.
Fleur
de *Cycadeoidea ingens*
(d'après WIELAND).

FIG. 357.
Coupe schématique
d'une fleur
de *Cycadeoidea dacotensis*
(d'après WIELAND).

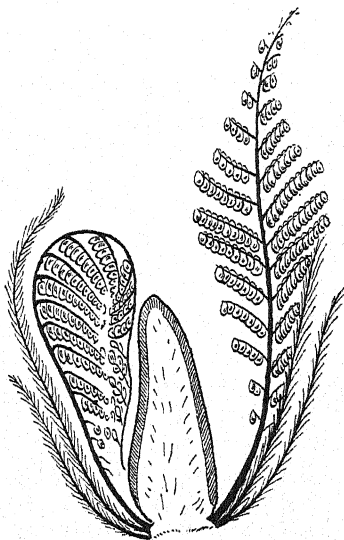


FIG. 357.

ment, elles sont foliaires ; elles ont du métaxylème centrifuge et centripète (fig. 368).

Les organes ♂ sont constitués par 18-20 feuilles en verticilles, à microsporangies, entourant le sommet du cône qui est ♀.

Ces « étamines » sont enroulées dans leur jeunesse, puis elles s'épanouissent en frondes pennées ou sporangifères (fig. 354, 356, 357). Chez *C.*, elles mesurent 10 cm. de longueur et portent plus de 20 pennes de chaque côté du rachis; toutes sont fertiles, sauf les pennes inférieures et supérieures.

Les pennes portent deux rangées d'anthères biloculaires en synanges. WIELAND interprète ces synanges comme représentant des pennes de 2^e ordre. Ils ont une assise cellulaire externe mécanique commune et s'ouvrent par

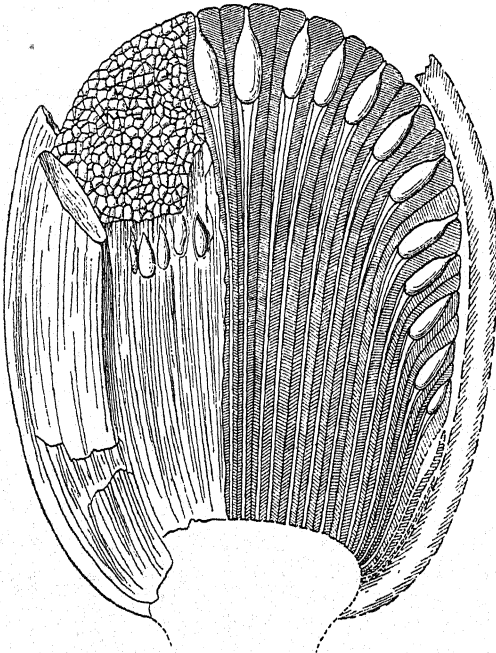


FIG. 358.

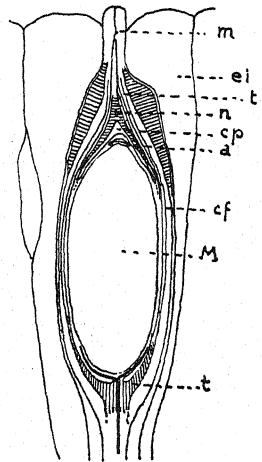


FIG. 359.

FIG. 358. — *Cycadeoidea* (*Bennettites*) *Morierei* SAP. et MARION (Oxfordien), permettant de se rendre compte de l'organisation d'un gynécée (d'après SAPPORTA et LIGNIER).

FIG. 359. — Ovule de *Cycadeoidea* (*Bennettites*) *Morierei* SAP. et MARION (d'après LIGNIER).

m : micropyle. — ei : écaille interséminale. — n : nucelle. — cp : chambre pollinique. — a : archégones. — cf : couche vasculaire. — M : macrospore (prothalle ♀). — t : tégument.

écartement des deux moitiés constitutives, et chaque sac pollinique, par une fente longitudinale (fig. 357, 361).

Les microspores sont munies d'un pli longitudinal et lisse comme celui des Cycadales (fig. 361). On n'y a pas vu nettement de prothalle cellulaire, mais celui-ci serait pluricellulaire, moins massif que chez les Cordaïtes, mais plus que chez les Gymnospermes actuels (WIELAND). Après l'émission du pollen, les frondes ♂ tombent. Il n'en reste qu'une collerette (disque) formée par les bases concrescentes.

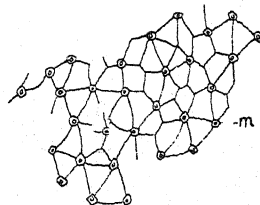
Chez *C. colossalis* WARD., les frondes à microspores sont munies dorsalement de deux appendices (fig. 355).

Au centre de la fleur, est l'appareil le plus caractéristique des B.

C'est un réceptacle plus ou moins bombé, conique ou piriforme, qui porte, disposées en ordre spiralé, des pièces longuement pédonculées ou sessiles, vascularisées, portant, au sommet, un ovule ou une graine (fig. 357, 358).

Autour de chaque ovule ou graine pédonculés, sont des paraphyses ou écailles interséminales allongées et à sommet dilaté, occupant complètement

FIG. 360. — Surface d'un réceptacle ovulifère vu de face avec les micropyles (m) entourés des écailles interséminales (*Cycadeoidea Wielandi*) (d'après WIELAND).



les espaces interséminaux et formant, au cours de la maturation des graines, une carapace solide dans laquelle les micropyles apparaissent comme des pores.

La région inférieure de ce réceptacle est stérile.

La structure anatomique des porte-ovules et des écailles interséminales est difficile à interpréter. Les deux sortes d'organes ont un faisceau libéro-ligneux (fig. 367, 369) (1) dont il est difficile de reconnaître la symétrie. LIGNIER décrit, dans l'écaille interséminale de *C. Morieirei*, des faisceaux qui,

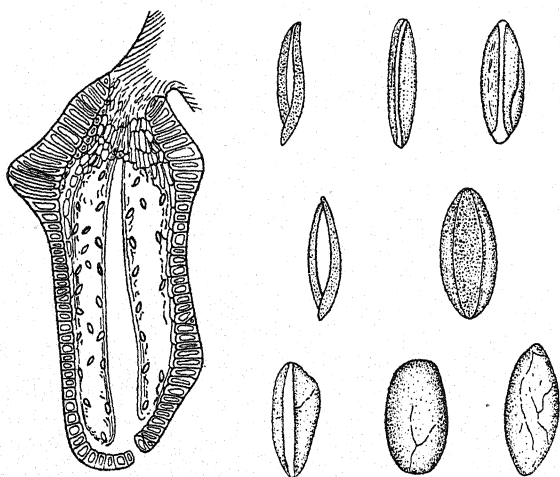


FIG. 361.
Coupe
d'un synange
de *Cycadeoidea*
dacotensis (× 40)
et microspores
(× 350 env.;
d'après WIELAND).

selon lui, sont bilatéraux (mésarches ?), donc foliaires. Le liber serait de chaque côté du bois.

Le pédoncule ovulifère a une structure presque identique à celle des écailles.

(1) Les écailles périphériques de *C. Morieirei* reçoivent jusqu'à 6 faisceaux.

D'autres auteurs admettent une structure franchement caulinaire (SOLMS-LAUBACH, PEARSON, ZIMMERMANN).

L'ovule (fig. 359) est orthotrope, unitégumenté à nucelle conrescent avec

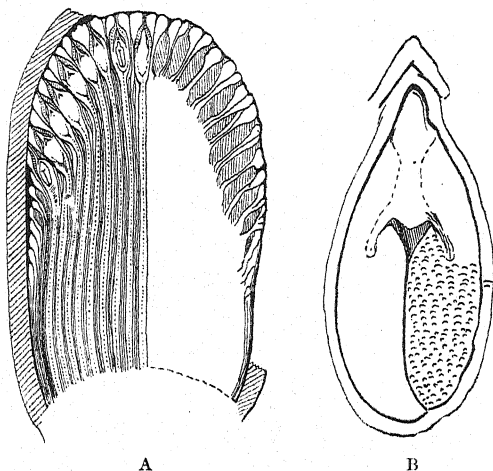


FIG. 362. — A : ensemble d'un « fruit » de *Cycadeoidea*. — B : Graine.

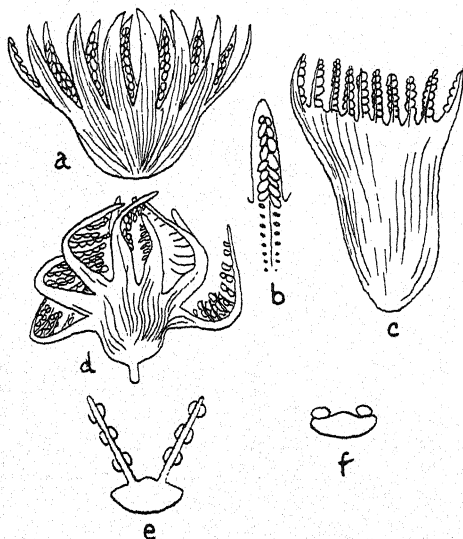


FIG. 363.

Fleurs

de *Williamsonia*.

a, b: *Williamsonia whitbyensis*.

c: *W. mexicana*.

d: *W. spectabilis*
(d'après WIELAND).

e: coupe transversale d'une
pièce du périanthe de *W.*
spectabilis.

f: id. de *W. whitbyensis*
(d'après NATHORST
et THOMAS).

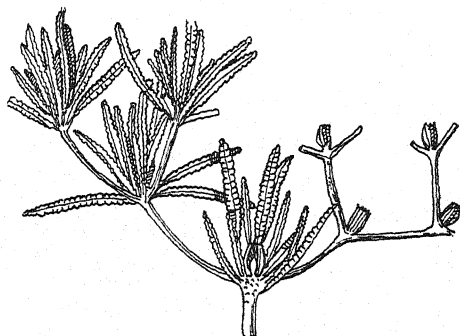
le tégument; il est vascularisé, mais le faisceau ne pénètre que dans la chalaze et le nucelle, non dans le tégument.

On ne sait rien de la pollinisation, ni des gamètes et de la fécondation, mais l'organisation du « gynécée » permet de supposer une pollinisation de Gymnosperme avec, peut-être, une fécondation par gamètes mobiles. L'ovule

a une chambre pollinique peu développée. WIELAND admet qu'il se formait un proembryon (1).

Les graines sont réunies en grand nombre, jusqu'à 1.000. Elles sont petites (3 mm. chez *C. Gibsoniana*), orthotropes, à tégument composé de trois couches et un embryon classique de B.

FIG. 364.
Wielandiella
angustifolia
reconstitué
(d'après NATHORST).



L'ensemble des graines emprisonnées dans la carapace des paraphyses forme un faux fruit.

Williamsonia CARRUTH. — Ce genre a vécu du Keuper au Wealdien; il diffère du précédent par son tronc simple, ses fleurs souvent unisexuées,



FIG. 365. — *Williamsoniella coronata*.

Plante reconstituée à droite et, à gauche, fleur séparée et partie supérieure du gynécée; m : micropyles (d'après THOMAS).

(1) LIGNIER, frappé par l'absence constante de canal aboutissant à la chambre pollinique chez *C. Morierei*, et de ce qu'il n'a jamais vu de grains de pollen dans la chambre pollinique, s'est demandé si cette Bennettitale n'était pas parthénogénétique. Il ne s'agirait, en tous cas, pas d'une obstruction micropylaire tardive, comme on l'a constaté, par exemple, chez *Gnetum gnemon*, mais originelle. Cette espèce, datant du sommet de l'infra-crétacé et étant donc récente, LIGNIER pense que la parthénogénèse pourrait être en rapport avec le déclin de ces végétaux.

les ♀ nues ou involuquées, les ♂ en « corolle » gamophylle plus ou moins campanulée (fig. 363).

Les W. ont des fleurs portées par des pédoncules et semblant parfois groupées au sommet de la tige au milieu de la couronne de feuilles, comme chez certaines Cycadales actuelles. En tous cas, les fleurs n'étaient pas sessiles et axillaires, comme chez *Cycadeoidea*.

Les fleurs elles-mêmes sont construites sur le même plan que *Cycadeoidea*. SEWARD et NATHORST pensent que l'unisexualité n'était pas la règle. Les fleurs ♂ sont (fig. 363) des organes en cloche ou évasés, à lobes simples ou

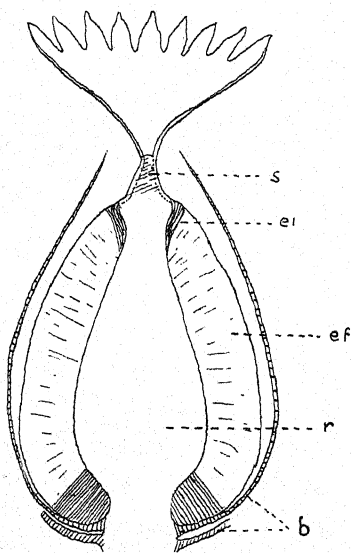


FIG. 366.

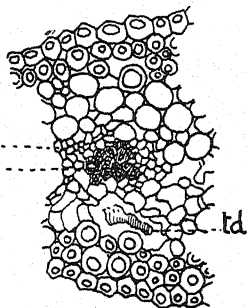


FIG. 367.

FIG. 366. — Fleur ♀ de *Williamsonia* CARRUTH.

b : bractées involucales. — r : réceptacle. — ef : revêtement d'écaillles stériles et fertiles (ovules). — s : appareil stigmatiforme de nature inconnue.

FIG. 367. — Coupe à travers une écaille interséminale de la région périphérique du cône ♀ de *Cycadeoidea* SAP. et MAR.

b : protoxylème (massif ligneux avec trachée initiale centrale). — l : massif libérien latéral (d'après LIGNIER).

pennés, donc gamophylles, portant sur leur face interne les sacs polliniques. Les synanges bisporangés sont insérés suivant des modes variés. Une telle structure peut correspondre soit à « une fleur » nue, soit à une fleur à périanthe dont les pièces seraient concrescentes avec les étamines, comme dans le Gui.

Les fleurs ♀ sont tantôt nues, tantôt involuquées (fig. 366), situées au bout de longs pédicelles portant les organes en ordre spiralé. Les ovules sont, comme chez *Cycadeoidea*, pris dans des paraphyses. Les ovules sont parfois cupulés. L'axe qui les porte est parfois stérile dans sa partie supérieure.

W. Sewardiana SAKNI (Jur. moyen) était une plante à tronc de *Bucklandia indica* et frondes de *Ptilophyllum cutchense*; les ovules étaient cupulés.

Williamsoniella THOMAS et **Wielandiella** NATH. — *Williamsoniella* (fig. 365) et *Wielandiella* (fig. 364) ont des fleurs semblables, quant au plan fondamental, à celles de *Williamsonia*, mais plus petites et hermaphrodites; l'appareil ♂ est plus réduit.

Le g. *Wielandiella* (fig. 364), dont on connaît deux espèces dans le Rhétien-Jurassique, groupe de petites plantes à tiges de diamètre de 1,5 cm., lisses, ramifiées par fausse dichotomie, à feuilles (*Anomozamites*) en bouquets à l'aisselle des ramifications, et « fleurs » involuquées, à étamines verticillées de petite taille, linéaires, à gynécée de *Cycadeoidea*.

Les *Williamsoniella* (2 espèces) (fig. 365), trouvés dans le Rhétien-Jurassique moyen, étaient aussi de petites plantes pseudodichotomes, à tiges lisses, mais à feuilles alternes dispersées sur les tiges, et fleurs ♂ nues, formées de 12-16 étamines libres, simples, avec deux rangées de synanges,

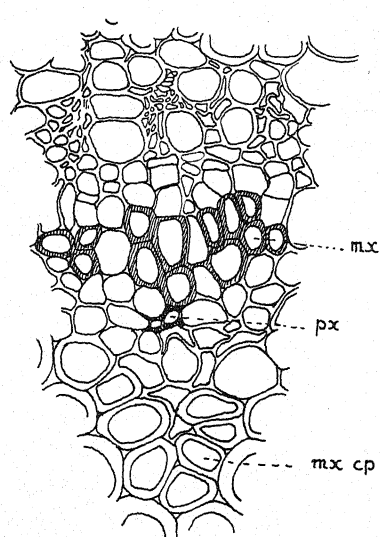


FIG. 368.

FIG. 368. — Section transversale d'un faisceau libéro-ligneux de moyenne taille d'une bractée involucale de *Cycadeoidea Morierei* SAP et MAR.

mx : métaxylème centrifuge. — px : protoxylème. — mx cp : métaxylème centripète (× 400).

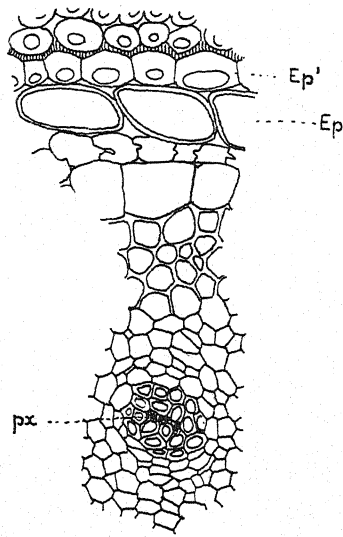


FIG. 369.

FIG. 369. — Coupe transversale à travers un pédoncule ovulifère de *Cycadeoidea Morierei* SAP. et MAR.

px : protoxylème. — Ep' : épiderme de l'écaille interséminale voisine.

Ep : épiderme du pédoncule (sommet du pédoncule) (× 180; d'après LIGNIER).

et d'un gynécée formé d'un réceptacle cylindrique-ovoïde, recouvert d'ovules, sauf dans sa partie apicale.

Bennettitales peu connues ou critiques.

Citons ici : *Cycadolepsis* SAP., *Bennettistemon* HARRIS, *Bennetticarpus* HARRIS, *Bennettitolepsis* FLORIN, *Pseudocycas* NATH., et *Rajmahalia* SAHNI, *Bucklandia* PRESL., *Westersheimia* KRASSER, *Piroconites* GOTHAN, *Cycadocephalus* NATH., *Weltrichia* F. BR.

Les quatre premiers sont des genres collectifs d'attente, formés de restes d'organes fertiles ou stériles (bractées).

Bucklandia désigne, en général, des troncs du Rhétien-Crétacé inf., qui diffèrent des *Cycadeoidea* par leur taille plus grêle, par la variété de forme et la grandeur des bases foliaires persistantes et par un appareil floral relativement allongé, parfois fourchu, situé au sommet de l'axe principal.

Le g. *Pseudocycas* renferme, au moins en partie, des B. Ce sont des frondes cycadéennes. Les *Pseudocycas*-Bennettitales sont du Crétacé. Ce sont les derniers représentants de l'ordre, car ce genre a presque atteint le Crétacé supérieur.

Le g. *Rajmahalia*, du Jurassique de l'Inde, n'est connu que par un type unique (*R. paradoxa* SAHNI). C'est une empreinte d'une fructification de B. dans laquelle les ovules sont un peu plus découverts que chez les autres B. Chaque ovule est accompagné d'une écaille interséminale qui entoure partiellement l'ovule. SAHNI se demande si cette tendance que montre l'écaille à envelopper les ovules n'exprime pas une ébauche vers l'angiospermie.

Westersheimia, du Keuper, est une plante à gynécée du type *Williamsonia*.

Piroconites, du Rhétien-Lias, est connu par son « fruit » bennettitoïde.

Cycadocephalus et *Weltrichia*, du Rhétien-Lias, ont des fleurs du type *Williamsonia*, mais diffèrent nettement de ce genre.

Androlepis NATH. désigne des macrosporophylles non expliqués.

Enfin, un certain nombre de « bois » mésozoïques attribués aux B. ont été décrits. Parmi ceux-ci, il en est qui sont remarquables par les ressemblances qu'ils offrent avec certains bois d'Angiospermes. *Homoxyylon rajmahalense* SAHNI est un bois du type *Cycadeoidea* qui évoque d'une manière frappante *Tetracentron* et *Trochodendron* (Magnoliales). Ces faits sont intéressants à retenir en raison du rôle qu'on a fait jouer aux B. dans la formation des Angiospermes.

SUR LES AFFINITÉS DES BENNETTITALES ET CERTAINS PROBLÈMES POSÉS PAR ELLES

Les B. ont avec les Cycadales tant de traits communs que les affinités de ces deux groupes ne semblent pas pouvoir être mises en doute. Le port et les frondes, si semblables que seule l'analyse minutieuse de l'épiderme peut permettre une détermination précise, l'anatomie, la graine, la ramification, ont des caractères que nous retrouvons dans les deux groupes. Ajoutons que C. et B. sont à leur apogée presque en même temps. Voilà des traits dont il est difficile de nier qu'ils indiquent une parenté.

Mais il y a aussi des caractères très importants qui séparent ces deux ordres. Ne l'emporteraient-ils pas sur ceux qui rassemblent ? La course de la trace foliaire, si compliquée chez les *Cycas* et si droite chez les B.; les stomates haplochéiles chez ceux-là, syndétéochéiles chez celles-ci; les microsporanges, la graine richement pourvue de matières de réserve chez les Cycadales et dépourvue, ou presque,

chez les B.; la diécie, constante chez les C., alors que les B. sont habituellement monoïques et même hermaphrodites. Les synanges des *Cycadeoidea*, qui ont conservé dans l'anneau de déhiscence des caractères franchement filicéens, et enfin, et surtout, l'appareil reproducteur ♀, si constant et si particulier des B., ne laissent aucun doute sur l'autonomie systématique des deux ordres. Nous ne connaissons aucun terme intermédiaire; la première B. a tous les caractères de son ordre. On comprend donc que certains auteurs (FLORIN) contestent une proche parenté de ces deux groupes.

Le problème de l'origine précise des B. est donc, pour le moment, insoluble. Les B. paraissent parallèles aux Cycadales, issues, comme celles-ci, des Préphanérogames et sans doute des Ptéridospermées.

Ces considérations nous invitent à examiner comment les appareils reproducteurs des Bennettitales peuvent être interprétés.

L'androcée n'est pas difficile à comprendre. Chaque « étamine » représente une petite fronde richement divisée dont les extrémités (télomes ultimes) sont sporifères. Une « étamine » de *Cycadeoidea ingens* (fig. 356, 357) est homologue d'une fronde 4-pennée (1). Chez d'autres B., elle est encore plus contractée et munie d'une palmure. Enfin, les diverses « étamines » peuvent se souder et former une sorte de périanthe-androcée homologue de ce que l'on voit chez certaines Angiospermes (fig. 363).

L'appareil ♀ est beaucoup plus délicat à interpréter et a fait l'objet de discussions ardentes. La raison est que l'anatomie des porte-ovules et des écailles interséminales n'est pas claire, et que les rapports de position entre les porte-ovules et les écailles sont mal connus. Selon SOLMS-LAUBACH, PEARSON, ZIMMERMANN, etc., porte-ovules et écailles sont des axes et rigoureusement homologues. LIGNIER, en se basant sur ce qu'il a vu chez *C. Morierei*, pense que ce sont des organes foliaires et que le porte-ovule représente la feuille unique d'un axe réduit à zéro. Il n'est pas impossible, selon LIGNIER, que ces porte-ovules soient axillaires (2) comme les « fleurs » de *C. Gibsoniana*, car leur ordre d'insertion n'est pas inclus dans le cycle phyllo-taxique des écailles.

Pour SEWARD, WETTSTEIN, HARRIS, les porte-ovules et écailles interséminales sont des organes foliaires aussi rigoureusement équivalents morphologiquement qu'étamine et staminode.

Cette dernière manière de voir conduit à interpréter l'organe ♀ des B. comme un gynécée acyclique formé de nombreux « carpelles »

(1) Le rachis de la fronde ♂ est la ramification 1; l'axe portant les anthères porte le n° 2. Les anthères représentent une fourche dichotomique sessile; elles sont la ramification de 4^e ordre, celle du 3^e (pied des anthères) n'étant pas développée.

(2) Pour VELENOWSKY, les ovules sont axillaires.

dont certains sont stériles (écailles interséminales); les autres interprétations voient des organisations plus complexes. En somme, on se heurte de nouveau ici au problème fleur ou inflorescence ? Au sens commun de ces termes, la « fleur » des B. doit être regardée plutôt comme une inflorescence.

Les progrès récents en morphologie permettent d'examiner le problème sous un nouvel angle.

Rappelons-nous tout d'abord que l'ovule est un organe double issu de la fusion plus ou moins intime de 2 télomes (voir p. 171, 424). Il représente donc, chez les B., une fourche bifide au sommet d'un pédoncule. En conséquence, celui-ci serait un axe (1). Des cas anormaux, montrant une bifurcation du pédoncule terminée par 2 ovules jumelés, comme chez *Ginkgo* (voir pp. 360-361), sont en faveur de cette interprétation, ainsi que le fait que le pédoncule ovulifère de certaines B. porterait des bractées ou que l'ovule serait involucre. L'écaille interséminale, par contre, serait un télome simple.

L'appareil reproducteur des B. (*Cycadeoidea*) se présenterait ainsi comme un axe ramifié et non comme un axe simple.

Cette « fleur » serait donc une « inflorescence ».

Cette « inflorescence » est très dense, très contractée. Que les porte-ovules et les écailles interséminales disparaissent et qu'une colerette de feuilles enferme les ovules pour les protéger, il en résultera un ovaire d'Angiosperme, de Centrospermée. Que les écailles interséminales se replient sur les ovules voisins, il en sortira un gynécée type de *Magnolia*. Ces observations jettent un jour nouveau sur le rôle que les B. ont pu jouer dans la genèse des Angiospermes. Nous revenons sur ce sujet.

Les B. hermaphrodites confirment l'interprétation de la fleur donnée à la fin du chapitre des Ptéridospermées (p. 314). La fleur n'est pas un axe simple, mais un système de ramifications. Elle s'ébauche chez les Préphanérogames. Chez les B., elle est presque constituée. Il suffit, pour lui donner ses formes classiques, qu'interviennent des contractions morphologiques plus accusées que celles que nous avons notées jusqu'à présent.

Par rapport aux Cycadales, le porte-ovule des B., s'il était foliaire, pourrait être défini comme un « sporophylle » de *Cycas revoluta* réduit au rachis et à un seul ovule. En tenant compte de ce caractère et de ceux que ces deux groupes ont en commun, les B. et les C. se montrent vraiment comme deux groupes issus des Ptéridospermées, chacun ayant son ascendance ptéridospermienne propre.

(1) Ceci aussi bien dans le cas où l'ovule ne serait pas rigoureusement terminal.

3. — NILSSONIALES

Ce groupe de plantes a vécu du Keuper au Crétacé sup. Il est encore peu connu (1). Les N. sont représentées par des frondes et des graines. On ne sait rien des tiges.

Les frondes sont très semblables à celles des Cycadales, entières ou plus ou moins divisées-lobées, groupées en bouquets entourant probablement les « fleurs ». Les cellules épidermiques ont des parois droites, non ondulées; les stomates sont, selon FLORIN, probablement haplochéiles, comme chez les C. vivantes. Les nervures des pennes ne sont plus mésarches.

Les caractères de l'épiderme mettent les N. en rapport direct avec les C., mais la présence de protubérances ponctiformes sur l'épiderme des frondes, comme chez les *Ginkgo*, montre que les affinités de ce groupe sont encore très obscures.

Le g. *Nilssonia* BRONGT., type de l'ordre, compte plusieurs espèces. Ses frondes cycadoïdes enroulées en crosse (jusqu'à 60 cm. de longueur sur 10 de largeur), portaient des pennes courtement pétiolées ou sessiles, attachées sur la face supérieure ventrale du rachis. Les nervures sont presque toujours simples et parfois peu distinctes. Les fructifications ♀ sont du type *Zamia* (Cycadales).

On a rapproché le fruit appelé *Stenorachis scanicus* NATH., de *N. brevis* BRONGT. et *N. polymorpha* SCHENK. (*Beania* CARR.), selon certains auteurs, serait aussi un appareil fructifère de N., alors que SCHUSTER l'attribue à une Cycadale (p. 338).

B. — GINKGOALES

Les G. ont apparu au Permien inf. (*Sphenobaiera* FL.). Elles augmentent rapidement à partir du Trias sup. et sont à l'apogée au Jurassique. Le g. *Ginkgo*, actuel, date du Jurassique moyen. L'ordre n'est représenté aujourd'hui que par une seule espèce, *Ginkgo biloba* L.

G. biloba est un arbre à feuilles caduques, en bouquets sur des rameaux courts. Les feuilles ressemblent aux folioles d'*Adiantum*; elles sont longuement pétiolées, à limbe plus ou moins triangulaire-réniforme ou semi-circulaire, bilobé-plurilobé, à nervation dichotome en éventail, sans nervure médiane, mais les deux nervures du pétiole bordent le limbe et le renforcent.

L'anatomie de la tige ne montre aucun caractère particulier. La structure est typiquement celle des Conifères modernes. Il n'y a donc que du bois centrifuge.

L'anatomie de la feuille est plus intéressante. La dichotomie de la nerva-

(1) FLORIN a constaté que les plantes groupées habituellement avec les Nilssoniales, telles *Ctenis*, certains *Ptilozamites*, sont des Bennettitales. Par ailleurs, certaines espèces comptées dans d'autres genres sont des Nilssoniales (certaines espèces du g. *Taeniopteris* [*T. immersa* NATH. *partim.*, *T. tenuinervis* BRAUN, *partim.*]). Ce groupe a donc besoin d'une étude nouvelle qui sera possible, lorsqu'on aura fait de plus amples trouvailles paléontologiques.

tion est indiquée dans le pétiole qui possède deux cordons libéro-ligneux endarches avec quelques trachéides de transfusion. Les cordons se subdivisent de nombreuses fois dans le limbe (1). L'origine du limbe apparaît clairement dans la palmure d'un ensemble de rameaux (télomes) dichotomes devenus bilatéraux (foliaires), comme la foliole de Fougères (voir p. 260). Ce limbe, autre caractère archaïque, a une assise palissadique rudimentaire mal différenciée.

Les stomates sont du type primitif, haplochéile, comme chez les Cycadales.

Le *Ginkgo* est dioïque. Les fleurs ♂ (fig. 370) sortent à l'aisselle

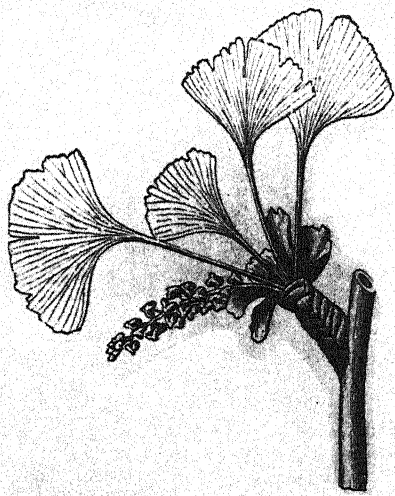


FIG. 370. — Rameau court ♂ de *Ginkgo biloba* (d'après KARSTEN).

d'écailles de rameaux courts. Elles sont en chatons lâches, longs de 2-4 cm., portant des étamines en ordre spiralé, comme des feuilles végétatives. L'axe du chaton est nu ou ne porte qu'exceptionnellement 1-2 préfeuilles qui remplacent probablement des étamines (CELAKOWSKY); il a une structure radiaire.

Les étamines rappellent les Pteridospermées; elles ont un filet mince portant à l'extrémité 2-7 sporanges, surmontés latéralement d'un disque-écaille épais (fig. 371), à structure anatomique bilatérale. Selon SPRECHER, elles s'ouvrent

grâce à la moindre résistance de certaines cellules. Il n'y a pas d'assise mécanique spécialement différenciée.

Les anthérozoïdes sont mobiles et ressemblent à ceux des Cycadales.

Les organes ♀ naissent à l'aisselle des feuilles végétatives ou des écailles supérieures des rameaux courts. Ils sont formés par un long pédoncule portant habituellement à son extrémité deux ovules situés chacun au fond d'un bourrelet cupuliforme (fig. 372) interprété tantôt comme carpelle rudimentaire, tantôt comme cupule.

L'ovule est unitégumenté (tégument composé, avec sarcotesta, sclérotesta et endotesta); le nucelle est libre, pourvu d'une chambre pollinique. La pollinisation a lieu sur l'arbre; mais la fécondation peut se

(1) Chez les *Ginkgo* fossiles, la trace foliaire est simple, le dédoublement y est donc retardé.

produire seulement après la chute de l'ovule et, d'une manière générale, l'embryon se développe sur le sol, dans l'ovule détaché (STRASBURGER, FAVRE-DUCHARTRE); la germination a lieu sans stade de repos nécessaire, dès l'achèvement de la plantule.

L'anatomie du pédoncule ovulifère normal est axiale dans toute sa longueur. Elle montre, à la base, un cylindre central comprenant de nombreux

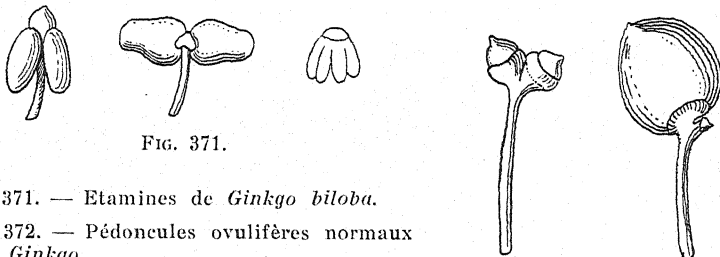


FIG. 371.

FIG. 371. — Etamines de *Ginkgo biloba*.

FIG. 372. — Pédoncules ovulifères normaux de *Ginkgo*.

A droite : jeune fruit (grand. nat.).

FIG. 372.

rayons médullaires, avec une ouverture tournée vers la feuille axillante ; elle marque l'emplacement de la vascularisation de celle-ci. Au sommet, les 2 faisceaux des ovules s'individualisent. Il y a, de bas en haut, diminution progressive du bois centrifuge et augmentation du tissu de transfusion. Le tégument est vascularisé; les faisceaux y longent le nucelle.

L'interprétation de l'appareil biovulé a été très discutée. Les anomalies (fig. 373) ont montré que la disposition biovulée résulte de

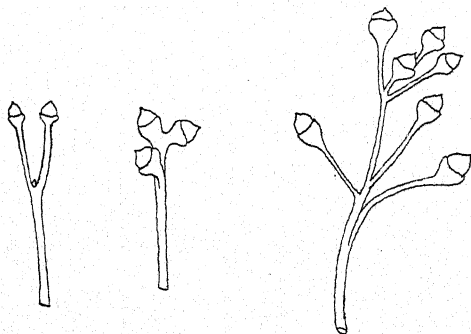


FIG. 373.
Anomalies
des appareils
anormaux
de *Ginkgo*
(grand. nat.).

la réduction d'un appareil plus complexe. L'apparition d'un bourgeon entre les deux ovules a fait penser qu'il s'agit d'une fausse dichotomie. En réalité, toutes ces anomalies peuvent être ramenées à un système du type dichotomique primitif modifié, comme nous l'avons observé si fréquemment chez les Cryptogames vasculaires et dans les groupes précédents.

Il arrive que les deux ovules, au lieu d'être sessiles et contigus au bout du pédoncule, soient séparés et aient chacun leur pédoncule propre. Dans ce cas, l'anatomie montre, dans le pédoncule commun,

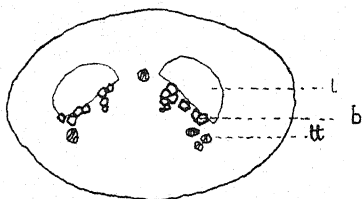


FIG. 374. — Structure anatomique du pédoncule d'un ovule pédonculé.

b : bois.
tt : tissu de transfusion.
l : liber.

une structure radiaire typique; mais le pédoncule de l'ovule a une symétrie bilatérale nette, donc une structure de pétiole foliaire : le pédoncule ovulaire est donc foliaire (fig. 374).

Quand il existe plusieurs ovules pédonculés réunis, comme dans la

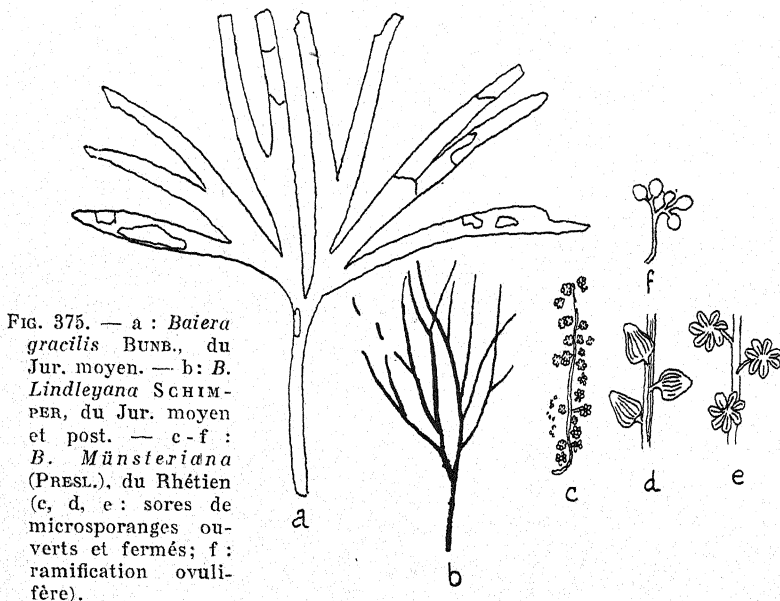


FIG. 375. — a : *Baiera gracilis* BUNB., du Jur. moyen. — b : *B. Lindleyana* SCHIMPER, du Jur. moyen et post. — c-f : *B. Münsteriana* (PRESL.), du Rhétien (c, d, e : sores de microsporangies ouverts et fermés; f : ramification ovulifère).

figure 373, on observe, dans le pédoncule commun, autant de paires de faisceaux groupés en symétrie radiaire qu'il y a d'ovules.

Il ressort de ces structures que les pédoncules uniovulés de *Ginkgo* ont la valeur morphologique de feuilles; ce sont des « sporophylles » au sens commun du mot, homologues des sporophylles de Lycopodes. Ils sont insérés sur un axe, exactement comme les étamines le sont sur l'axe du chaton ou les feuilles végétatives sur le rameau court. Seu-

lement, dans l'organe ♀ normal, les « sporophylles » sont « sessiles ». L'observation de SPRECHER, qui a vu que certains ovules anormaux avaient des micropyles extrêmement allongés, « comme foliacés », confirme brillamment l'homologie du tégument ovulaire avec la feuille, support du macrosporange.

Le pédoncule biovulé de *Ginkgo* est donc homologue d'un chaton ♂ qui n'aurait que 2 étamines.

La cupule n'est probablement qu'une simple excroissance du tissu du sporophylle, liée à l'insertion du macrosporange.

Les Ginkgoales fossiles.

FLORIN a reconnu 15 genres de *G.* authentiques fossiles. Elles sont toutes reconnaissables d'après leurs feuilles. Anatomiquement, toutes les *G.* ont une nervation pétiole simple, sauf *Ginkgo biloba* où elle est double. Certains *Alliospermum* sont des graines fossiles isolées de *G.*

Les genres de *G.* sont les suivants :

Ginkgo L. (8 esp.; Jur. moyen à nos jours), *Ginkgoites* SEW. em. FL. (37 esp.; Rhétien-Tertiaire); *Ginkgoidium* YOKOH. (Jur. sup.); *Baiera* FR. BR. em. FL. (17 esp.; Rhétien-Crét. inf.); *Sphenobaiera* FL. (22 esp.; Permien inf.-Crétacé inf.); *Czekanowskia* HEER (Rhétien-Crét. inf.); *Hartzia* HARRIS (Rhétien); *Arctobaiera* FL. (Crét. inf.); *Tretmophyllum* THOMAS (Jur. moyen); *Stephenophyllum* (Crét. inf.); *Windwardia* FL. (Crét. inf.); *Culgowiera* FL. (Jur. sup.-Crét. inf.); *Torellia* HEER (Tertiaire ancien); *Pseudotorellia* FL., (Crét. inf.) et *Phænicopsis* HEER (Jur. moyen-Crét. inf.).

FLORIN exclut des Ginkgoales les genres *Rhipidopsis* SCHMALH., *Psygmo-phyllum* SCHIMPER, *Dicranophyllum* Gb'EURY, *Trichopitys* SAP. et quelques autres encore de moindre intérêt. Nous dirons néanmoins quelques mots des quatre genres précités en raison de leur organisation morphologique.

Les genres *Ginkgo*, *Ginkgoites*, *Ginkgoidium* et *Baiera* se distinguent de tous les autres par leurs feuilles pourvues d'un pétiole très net, alors que, dans les autres genres, le pétiole est indistinct, le contour général de la feuille étant cunéiforme et le pétiole en formant simplement la partie la plus étroite. Ces genres diffèrent entre eux par la nervation et la forme des feuilles. *Baiera* a des feuilles profondément lobées et des lobes étroitement linéaires (1) (fig. 375). Les trois autres genres ont des feuilles à limbe ± semi-circulaire ou triangulaire avec nervation ± riche [moins de 20 nervures par cm. de circonférence (*Ginkgo*), 20 nervures et plus par cm. (*Ginkgoidium*)]. Le g. *Ginkgoites* réunit des feuilles de type *Ginkgo*, mais à structure inconnue.

Parmi les genres à feuilles sans pétiole distinct, on reconnaît trois groupes:

1° à feuilles toujours ± lobées divisées (lobes ayant presque tous plus de 4 nervures) : *Sphenobaiera* (fig. 376) (2); lobes n'ayant que 2-4 nervures : *Czekanowskia* (3) :

(1) Les fleurs ressemblaient beaucoup à celles de *Ginkgo*, mais les anthères et les ovules étaient en groupes plus nombreux.

(2) Les organes ♂ de *Sph.* sont probablement les *Bernettia* GOTHAN (HARRIS).

(3) Les *Leptostrobus* HEER sont probablement les organes ♂ de *Cz.* Ce sont de très longs chatons (15 cm.) à étamines peltées (fig. 376, C).

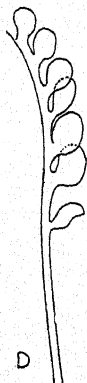
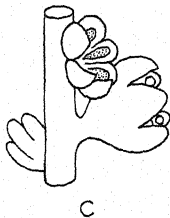


FIG. 376. — A : feuille de *Stephanophyllum Solmsi* (SEW.) FL. — B : feuille de *Sphenobaiera Horniana* FL. — C : partie de chaton ♂ de *Czekanowskia* (*Leptostrobus*). — D : organe ♀ de *Hartzia* (*Staphidiophora*) (d'ap. FLORIN et HARRIS).

2° à feuilles dimorphes (entières à sommet arrondi ou 1-2 fois faiblement lobées) : feuilles étroites, au maximum 4 nervures dans la partie la plus large : *Hartzia* (1); feuilles plus larges avec 6-8 nervures dans la partie la plus large de la feuille : *Arctobaiera* (fig. 377) ;

3° à feuilles toujours entières et sommet arrondi. Les genres *Culgoweria*, *Windwardia* (fig. 377), *Eretmophyllum* p. p. ont des stomates sur les 2 faces; *Stephenophyllum* (fig. 376), *Eretmophyllum* p. p., *Torellia* et *Pseudotorellia* n'ont des stomates que sur la face inférieure. Le g. *Phœnicopsis* groupe les feuilles dont la structure n'est pas reconnaissable; c'est un genre artificiel.

Genres rattachés aux G., mais douteux en tant que Ginkgoales.

Psygmyphyllum SCHIMPER. — Le g. *Psygmyphyllum* SCHIMP. (2) (incl. *Ginkgoephyllum* SAP. - *Palmophyllum* ZAL.), du Dévonien inf. - Permien, désigne des feuilles ginkgoïdes plus ou moins larges et plus ou moins divisées en lanières, ± longuement pétiolées, de contour général cunéiforme, à nervures plusieurs fois dichotomes partant de la base du limbe, ou plus rarement anastomosées, sans nervure médiane et sans pétiole différencié (fig. 378). Les *P.* étaient herbacés ou ± arborescents (S. LECLERCQ).

On ne sait rien des organes reproducteurs; aussi ce genre est-il encore artificiel, ce qui indique aussi les nombreuses confusions faites avec lui.

Rappelons que le g. *Duisbergia*, encore mal connu (p. 137), avait des feuilles qui rappellent celles de *P.*

Dicranophyllum GRAND'EURY. — La position systématique de ce genre (Carbonifère inf. au Permien sup.) est encore obscure, car il montre aussi

(1) *Staphidiophora secunda* HARRIS est l'organe ♀ de *Hartzia tenuis* HARRIS, du Rhétien-Lias (fig. 376, D).

(2) Certains *P.* sont des *Næggerathia*. Par ailleurs, certains *Cyclopteris* sont probablement des *Psygmyphyllum* (ARBER).

des affinités avec des Conifères; SEWARD compte ce genre dans ce groupe.

Les *D.* avaient des feuilles longues (jusqu'à 20 cm.), très étroitement linéaires et plurifides (fig. 379), non pétiolées, légèrement décurrentes, densément insérées en ordre spiralé sur les tiges et laissant une cicatrice longitudinale ou transversale qui rappelle celles des Lycopodes paléozoïques et de beaucoup de Conifères.

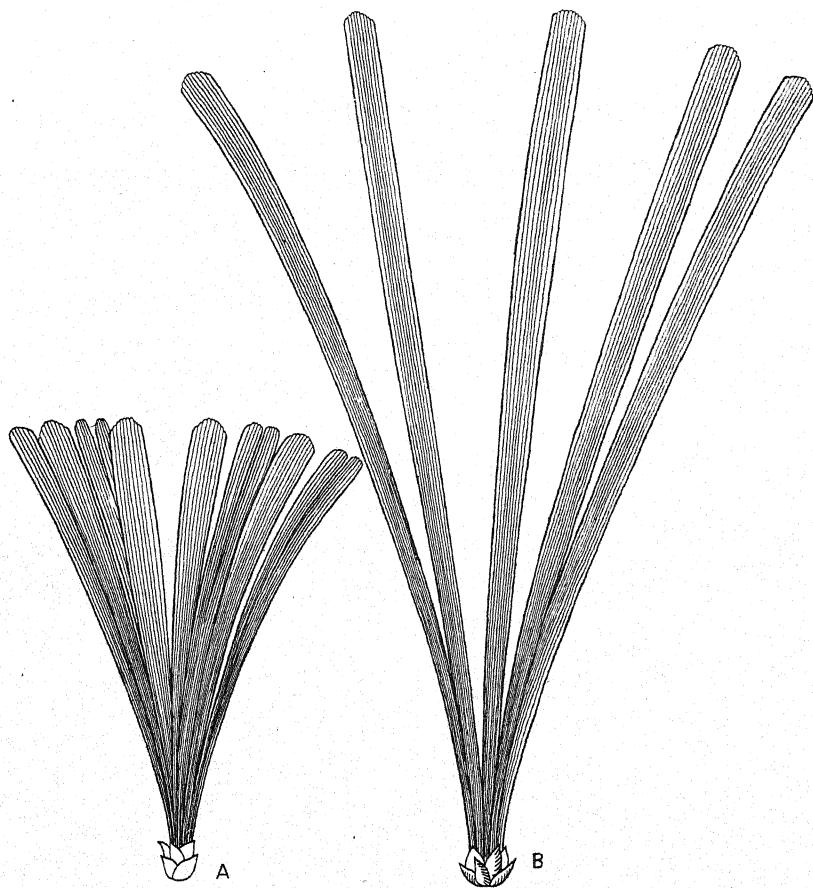


FIG. 377. — A : rameaux courts d'*Arctobaiera Flettii* FL.
B : de *Windwardia Crookallii* FL.

Les feuilles avaient à la base au moins deux nervures parallèles résultant probablement de la division d'un seul cordon.

On connaît des espèces à feuilles caduques et à feuilles persistantes.

Les organes ♂ sont probablement sous forme de strobiles ovoïdes axillaires, que ZEILLER compare à ceux de *Taxus*, mais on n'y a pas vu de spores. Sur certains échantillons, on a vu des feuilles semblables aux feuilles végé-

tatives portant sur deux rangs opposés des graines ou des ovules de 4 mm. \times 3 (*D. gallicum* Gb'EURY), dont on ne connaît pas encore la structure. La position axillaire de ces « inflorescences » (fig. 379) rappelle beaucoup ce que nous verrons chez les Conifères. D'ailleurs, SEWARD range ce genre dans cet ordre.

Le fossile appelé, par RENAULT, *Pinites permienensis* d'Autun, n'est pas un reste de Pin, mais un *Dicranophyllum* ou un *Trichopitys*.

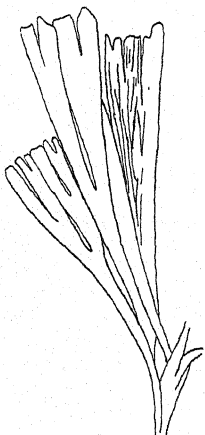


FIG. 378.

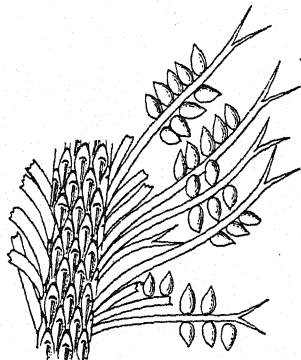
FIG. 378. — Feuille de *Psygmiophyllum*.FIG. 379. — *Dicranophyllum gallicum* Gb'EURY (grand. pr. nat.; d'après RENAULT).

FIG. 379.

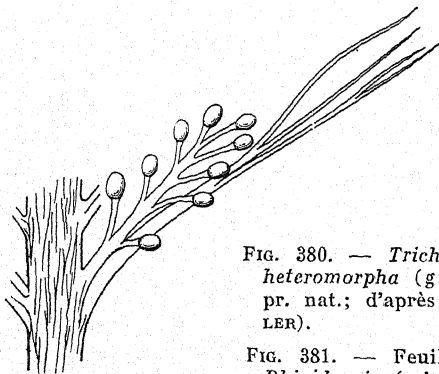


FIG. 380.

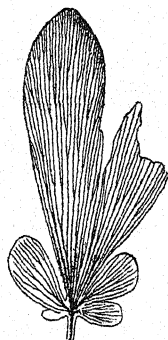
FIG. 380. — *Trichopitys heteromorpha* (grand. pr. nat.; d'après ZEILLER).FIG. 381. — Feuille de *Rhipidopsis* (pris dans ZEILLER).

FIG. 381.

Trichopitys SAPORTA. — Ce genre, du Permien inf. de Lodève, a, comme le précédent, des feuilles étroitement linéaires, à limbe en lanières, plusieurs fois dichotomes, disposées en hélice le long des rameaux, tombant apparemment sans laisser de cicatrices.

A l'aisselle des feuilles, on peut voir des axes ramifiés, chaque rameau latéral étant terminé par une graine ou un ovule (fig. 380).

L'appareil reproducteur est très différent de celui de *D.* : les ovules ou graines paraissent être nettement sur les axes et non sur des feuilles; mais

on n'en connaît pas l'anatomie, et la question de la valeur morphologique de ces organes est un problème non résolu.

Ce genre serait, comme le précédent, très intéressant à étudier et à mettre en parallèle avec les Conifères.

Rhipidopsis SCHMALHAUSEN, de la flore gondwanienne de l'Inde, d'Argentine et de Russie du Nord, a des feuilles plus ou moins digitées-composées de 5-10 folioles cunéiformes (fig. 381), etc.

REMARQUES RÉTROSPECTIVES

Les Ginkgoales sont issues de Préphanérogames, sans qu'il soit possible de décider si leur origine est chez les Ptéridospermées ou les Cordaïtales. Elles offrent un grand nombre de caractères de Ptéridospermées, notamment la structure et le comportement de l'ovule (p. 360), mais s'en distinguent par leur structure endarche, caractère de Cordaïtales. Les nombreux caractères archaïques, tels la nervation dichotome de la feuille, l'absence de nervure médiane, le nucelle libre, la fécondation par anthérozoïdes, enfin la haute ancienneté, etc., font du *Ginkgo* vivant le représentant actuel de la lignée la plus ancienne de Phanérogames, si même il n'est pas encore (comportement de l'ovule) une Préphanérogame.

Les pédoncules biovulés de *Ginkgo biloba* représentent un axe portant 2 « sporophylles ». Lorsque « l'inflorescence » ♀ est moins appauvrie, comme, par exemple, chez les *Baiera* ou les *Ginkgo* anormaux, l'homologie avec un axe feuillé est plus apparente.

On observe chez les Ginkgoales, quant à l'évolution des formes, des traits très semblables à ceux que nous avons vus chez les Cryptogames vasculaires. Chez *Trichopitys* (fig. 380), les appareils ovulifères (ou supposés tels) sont ramifiés, comme chez certains *Sphenophyllostachys*. La réduction de la ramification aboutira à la fleur ♀ de *Ginkgo biloba*.

La contraction, si elle allait encore plus loin, aboutirait à des ovules sessiles et axillaires. Si elle allait de pair avec la réduction de la feuille axillante, le terme extrême de ce développement phylétique serait une *écaille* de Conifère, la feuille devenant bractée. Cette évolution n'est pas théorique, car le rameau ♀ court des *Ginkgo* est exactement homologue du cône des Pins. Nous verrons plus loin (p. 370) que celui-ci est composé de bractées à l'aisselle desquelles il y a les écailles ovulifères qui sont des rameaux portant un certain nombre d'ovules.

C. — CONIFÉRALES

La classe des C. (Conifères) comprend les végétaux ligneux connus sous le nom vulgaire de « résineux ».

Elle comprend six groupes, la plupart ne comptant qu'une seule famille :

1° CONIFÈRES fossiles, la plupart anciens, de position systématique non définie par rapport aux types actuels.

2° ABIÉTINÉES : Pinacées.

3° CUPRESSINÉES : Taxodiacées et Cupressacées.

4° PODOCARPINÉES : Podocarpacees, Cheirolépidacées.

5° ARAUCARINÉES : Araucariacées.

6° TAXINÉES : Taxacées et Céphalotaxacées (incl. Amentotaxacées).

A ces groupes, il faut ajouter un certain nombre de genres de position systématique encore inconnue.

Il est difficile de fixer avec certitude l'époque de l'apparition des C. : dans les couches anciennes, les organes reproducteurs manquent; de plus, il n'est pas possible de distinguer les bois à cause de leurs nombreux caractères communs avec ceux d'autres Gymnospermes ou de Préphanérogames.

L'origine des C. peut être située avec une assez grande certitude au Westphalien. Les C. les plus anciens se rattachent au g. *Lebachia* FLORIN. Si le g. *Dicranophyllum*, que nous avons rangé parmi les Ginkgoales, est, comme l'admet SEWARD, une C., le passé de ces végétaux remonterait au Carbonifère inf. L'épanouissement maximum a eu lieu à la fin du Jurassique.

Les restes de C. n'ont pas toujours pu être raccordés à un genre précis. *Endolepis* SCHLEIDEN désigne des moelles indéterminables attribuées à des C.

Avant d'étudier les C. fossiles, nous donnerons ici un aperçu des acquisitions les plus récentes sur les points les plus discutés de leur organisation morphologique. On trouvera les caractères généraux dans tous les ouvrages classiques.

1. — CARACTÈRES GÉNÉRAUX DES CONIFÈRES

L'organisation florale.

L'appareil ♀. — De nombreux travaux ont été publiés. La mise au point la plus récente a été faite, en 1926 par PILGER, dans la nou-

velle édition des *Natürlichen Pflanzenfamilien* d'ENGLER et PRANTL. Mais des travaux décisifs ont été publiés, depuis, en paléontologie, par FLORIN (à partir de 1938), et, en morphologie ontogénique, par O. HAGERUP (1933).

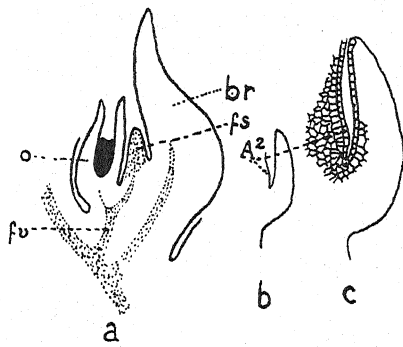
Le nœud du problème est la valeur morphologique de l'écaille ovulifère. Suivant l'interprétation qu'on donne de cet organe, le cône des C. est une fleur ou une inflorescence. Toutes nos spéculations sur la phylogénèse des C. dépendent de la réponse que l'on donne à cette question, d'où la haute importance qu'on a de tous temps attachée à ce problème. Les noms des morphologistes les plus éminents : BAILLON,

FIG. 382.

Cryptomeria japonica.

a : une écaille avec sa bractée (br), la ligule (fs), l'ovule (o); fv : faisceau vasc.

b, c : naissance de l'axe secondaire ovulifère sur l'axe principal (d'après HAGERUP).



R. BROWN, A. BRAUN, CELAKOWSKY, EICHLER, GOEBEL, VAN TIEGHEM, STRASBURGER, VELENOWSKY, etc., figurent dans la bibliographie de cette question.

Nous allons exposer la solution du problème d'abord à l'aide des travaux de morphologie ontogénique dus à O. HAGERUP.

Taxodiacées. — Les cônes de *Cryptomeria japonica* (L. fil.) DON. (fig. 382, a) portent, à l'aisselle des bractées, un ovule et un appendice considéré par beaucoup d'auteurs comme homologue de la ligule des Sélaginelles.

Or, les ovules se forment sur un petit axe secondaire A2 (fig. 382, b, c), lequel apparaît sur l'axe principal et à l'aisselle de la bractée, et reçoit son cordon vasculaire propre à symétrie radiaire.

Au cours de l'accroissement, cet axe secondaire se déplace vers la bractée.

Suivons le développement de cet axe secondaire sur des coupes transversales : A2 se dilate et forme un certain nombre de feuilles, d'abord celles qui sont homologues des préfeuilles α et β du rameau (fig. 383, a-d), puis deux autres feuilles (1 et 2) (fig. 383, f, g); toutes sont fertiles et abriteront des macrosporanges-nucelles. Elles sont donc des macrosporophylles (téguments : pp. 172, 376). Il n'y a pas encore trace de « ligule ». Celle-ci apparaît sous forme de quatre petites ébauches en face des feuilles fertiles (fig. 383, g); bientôt elles fusionnent (fig. 383, h, i) : la « ligule » est constituée. Celle-ci représente donc le produit de la fusion de 4 feuilles stériles abaxiales par rapport à l'axe principal, et situées au sommet de A2.

Par conséquent, le cône de *C. japonica* est composé de bractées (*br*) portant à leur aisselle un rameau secondaire extrêmement court sur lequel

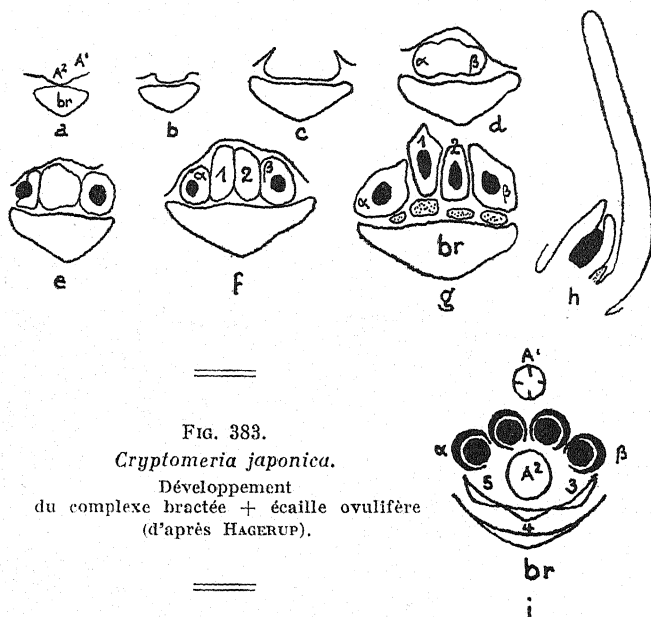


FIG. 383.
Cryptomeria japonica.
Développement
du complexe bractée + écaille ovulifère
(d'après HAGERUP).

il y a jusqu'à 10 feuilles, parmi lesquelles 2 représentent les préfeuilles, les adaxiales étant fertiles, les abaxiales fusionnées étant stériles et concrecentes en « ligule ». Le diagramme de la figure 383 (i) montre ce dispositif.

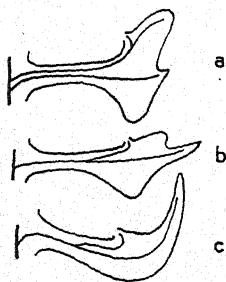


FIG. 384.
Différents types d'écailles
d'*Athrotaxis*.

a : *A. cupressoides* à faisceaux ovulaires
et de la bractée indépendants.
b : *A. laxifolia*.
c : *A. selaginoides* à faisceaux ovulaires
et de la bractée-mère unis
(d'après EAMES).

Le développement de ce rameau axillaire fertile est exactement identique à celui d'un rameau végétatif. L'homologie est parfaite.

Chez *Athrotaxis*, les coupes longitudinales dans les écailles montrent nettement leur composition morphologique (fig. 384). L'écaille d'*A. cupressoides* (a) est parcourue par 2 cordons indépendants : celui de l'axe secondaire et celui de la bractée-mère. La fusion plus intime aboutit à la structure qui existe chez *A. laxifolia* (b) et *A. selaginoides* (c). Le complexe bractée-pièce ovulifère se comporte alors comme un organe simple.

Pinacées. — La structure que nous allons décrire a été observée par HAGERUP chez de nombreuses Pinacées.

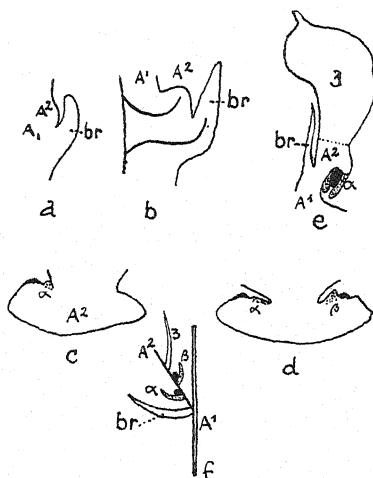


FIG. 385.

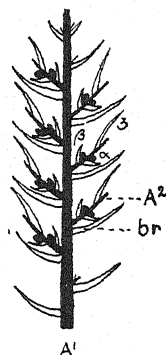


FIG. 386.

FIG. 385. — Développement du complexe bractée + pièce ovulifère chez le Pin (d'après HAGERUP) (texte, p. 372).

f : schéma d'un complexe.

FIG. 386. — Schéma du cône des Pins (d'après HAGERUP).

br : bractée-mère. — α , β : sporophylles-téguments fertiles.
3 : troisième feuille de A^2 stérile.

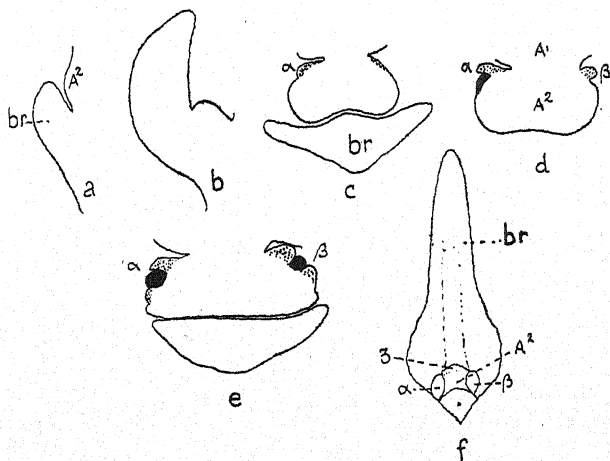


FIG. 387. — Développement du complexe bractée-mère + écaille chez *Larix* (d'après HAGERUP).

On voit, en comparant les croquis a et b, que l'axe secondaire A^2 est déplacé très tôt sur la bractée-mère (br.). La structure du cône est celle du Pin.

Chez les Pins, le développement du cône est, dans les grandes lignes, identique. A l'aisselle de la bractée, se développe un axe secondaire irrigué par un cordon autonome (fig. 385, *a*, *b*). Cet axe secondaire portera à la base deux préfeuilles qui seront ici fertiles, entourant chacune un nucelle ou macrosporange (fig. 385, *c*, *d*), et une troisième feuille, stérile, placée comme dans les rameaux végétatifs en arrière. Cette dernière se développe puissamment et recouvre totalement le sommet de l'axe dont l'allongement est

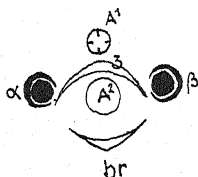


FIG. 388.

Diagramme d'un complexe
bractée-mère + écaille
ovulifère de Pinacée
(d'après HAGERUP).

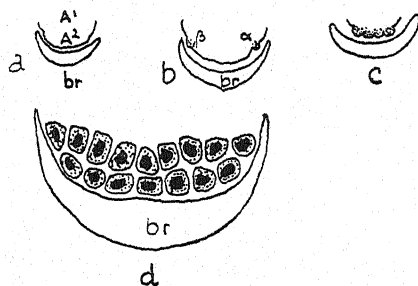
ainsi arrêté (fig. 385, *e*, *3*). Au cours de la maturation du fruit, elle s'épaissit considérablement. L'« écaille » ovulifère des Pins résulte donc de la concrescence de l'axe secondaire se développant à l'aisselle d'une bractée avec ses 3 feuilles : les deux préfeuilles sont fertiles, la troisième stérile (fig. 385, *f*; 386).

Chez les Mélèzes (*Larix europae* Dc., *L. leptolepis* MURRAY, *L. occidentalis* NUTT. [fig. 387]), l'axe secondaire est déplacé très tôt sur la bractée-mère. Les autres stades sont identiques à ceux des Pins.

La figure 388 montre le diagramme d'un rameau axillaire de Pinacée et de sa bractée. Les virescences confirment ces faits (fig. 394).

FIG. 389. — Formation du complexe bractée + écaille ovulifère chez *Cupressus* (d'après HAGERUP).

Toutes les feuilles produites par A² sont fertiles (texte, p. 374).



Podocarpacees. — HAGERUP a étudié l'ontogénèse complète de l'appareil reproducteur ♀ de *Dacrydium elatum*.

A première vue, les feuilles ovulifères paraissent homologues des feuilles à macrosporanges des Sélaginelles (fig. 391), mais la présence d'une sorte d'arille (*epimatium*) charnu est une complication.

Comme dans les familles précédentes, l'appareil ovulifère est vascularisé directement par l'axe et non par la bractée. Encore ici, nous sommes en présence d'un rameau axillaire de la bractée; celle-ci n'est donc pas homologue du sporophylle des Sélaginelles (fig. 391, *B*, *a*, *b*).

Ce petit axe porte, comme chez les autres Conifères, deux préfeuilles α et β qui, étant latérales, ne sont pas visibles sur la coupe longitudinale de la figure 391 (*B*), mais qu'on voit nettement sur la figure 391 (*C*, *D*). Ces préfeuilles sont ici stériles.

L'axe ovulifère se courbe fortement, en même temps que deux nouvelles feuilles se développent dans le plan antéro-postérieur. La première, étant donné la courbure de l'axe secondaire, est en avant, et non en arrière, comme chez les Pinacées; elle devient une grosse écaille plus ou moins en casque qui recouvre l'ovule (fig. 391, 3) et forme la majeure partie de l'arille. La seconde feuille est en arrière, c'est le macrosporophylle-tégument entourant le nucelle. Le micropyle est à ouverture oblique, témoignage de l'enroulement du sporophylle (fig. 391, C, 4) autour du macrosporange.

Nous avons donc, chez *Dacrydium*, une « fleur » formée d'un axe secondaire à l'aisselle d'une bractée et portant quatre feuilles. Les deux premières, ainsi que la troisième, sont stériles, la quatrième est fertile. Les trois premières constituent l'arille. Le diagramme (fig. 391, D) schématise cette structure.

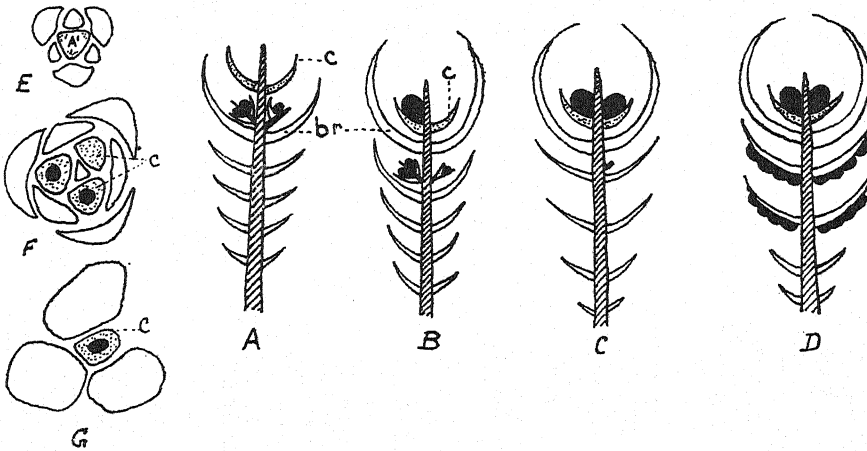


FIG. 390.

A-D : schémas du cône des Genévriers.

A : *Juniperus Sabina*. — B : *Juniperus chinensis*. — C : *Juniperus communis*.

D : *Juniperus communis* anormal, hermaphrodite.

E-G : coupes transversales à travers les cônes de *Juniperus* montrant la fertilité de la columelle.

E, F : *Juniperus communis* (E, stade très jeune).

G : *Juniperus virginiana* (d'après HAGERUP).

Araucariacées. — Les A. sont encore peu connues. L'homologie des feuilles à ovules avec les sporophylles de Sélaginelles paraît encore plus frappante que chez les Podocarpacées. Or, les observations d'HAGERUP semblent montrer une structure très comparable à celle de *Dacrydium*, mais plus « condensée » par des concrescences encore plus profondes entre les diverses feuilles du rameau secondaire axillaire et la bractée. Les A., considérées comme très primitives, ont une organisation florale très avancée et sont à ce titre supérieures à tous les autres Conifères. La « ligule » est la feuille n° 3; elle manque chez *Agathis*. L'axe secondaire ovulifère est fortement recourbé, α , β , et 3 sont concrescents entre eux et avec la bractée (fig. 392).

Cupressacées. — Cette famille comprend un certain nombre de types d'organisation qu'il faut distinguer.

Chez *Cupressus macrocarpa* GORDON (fig. 389, a-d), nous retrouvons l'axe secondaire à l'aisselle de bractées; il ne porte que des organes fertiles. A la base, il y a les deux préfeuilles latérales α et β , puis suivent de nombreux autres macrosporophylles-téguments.

Cette structure est semblable à celle du cône de *Cryptomeria*, mais chez *Cupressus* tous les sporophylles sont fertiles.

Les Cyprès n'ont donc pas de « ligule ». Leur appareil reproducteur ♀

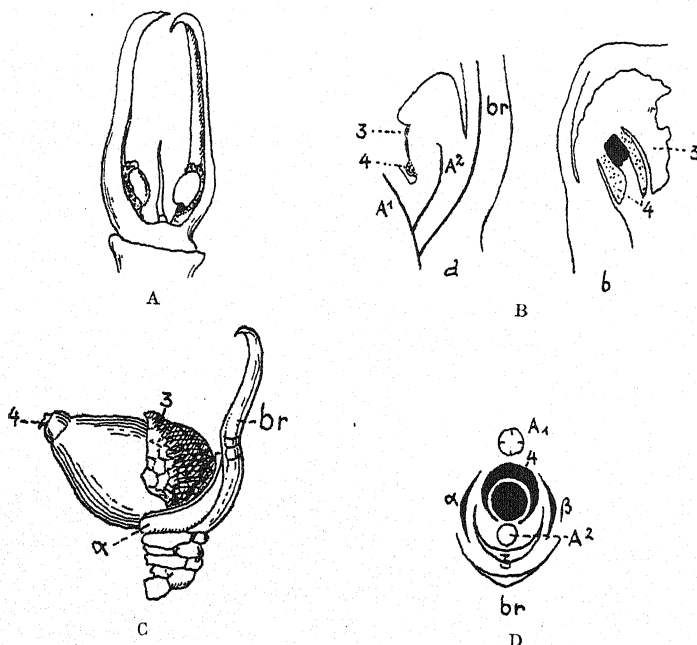


FIG. 391. — Structure de l'organe ♀ de *Dacrydium*.

A : l'ovule et la bractée-mère. — B : l'axe secondaire ovulifère se recourbe. — C : l'ovule et ses dépendances. — D : diagramme du complexe bractée-mère. — écaille ovulifère (d'après HAGERUP) (texte, p. 372).

est formé d'un axe secondaire très court couvert d'un nombre assez élevé de macrosporophylles, c'est-à-dire d'ovules.

Chez *Thuja* L., le nombre de feuilles de l'axe secondaire est souvent réduit aux 2 préfeuilles.

Chez les Genévriers (*Juniperus*), les dispositifs sont très variés. La Sabine (*J. Sabina* L., fig. 390, A) possède plus ou moins régulièrement, à l'aisselle de chaque bractée-mère, un axe secondaire qui souvent ne porte qu'une seule préfeuille. Il n'y a donc ici souvent qu'un seul ovule par bractée et sa situation, dans ce cas, est latérale. Au sommet du cône, il y a deux feuilles formant la « columelle » (c).

Le cône de *J. chinensis* L. (fig. 390, B) a la même structure, mais la columelle comprend jusqu'à trois feuilles dont l'une peut être fertile, de telle

sorte que, chez cette espèce, il y a des ovules insérés, les uns sur des axes secondaires, les autres sur l'axe principal. Autrement dit, il y aurait ici une inflorescence comportant une fleur au sommet de l'axe principal.

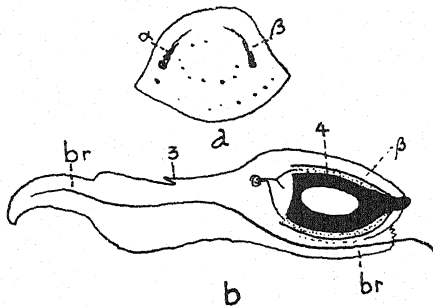
Si les axes secondaires manquaient, le cône de *J. chinensis* correspondrait exactement à la définition classique d'une fleur. Il y aurait alors, ici, une fleur unisexuée à périanthe scarieux au milieu duquel se dresserait un ovule. On peut donc considérer le cône de ce Genévrier comme une fleur dont l'axe aurait conservé la propriété d'émettre des rameaux à l'aisselle des pièces du périanthe.

Or, il existe une section du g. *Juniperus* (sect. *Oxycedrus* [1]) où seules les feuilles de la columelle sont fertiles et où il y a plus d'axes secondaires (fig. 390, C).

Des coupes transversales à travers le jeune cône de *J. communis* montrent très nettement (fig. 390, E, F) que les macrosporophylles sont des feuilles

FIG. 392. — Complexe bractée + écaille ovulifère chez *Araucaria* (d'après HAGERUP).

L'axe secondaire, portant α , β , 3 et 4 (4 feuilles), est profondément concrescent avec la bractée-mère. La feuille 4 est fertile. — a : coupe transversale à la base de l'axe secondaire (texte, p. 373).



insérées au sommet de l'axe principal (A1). Il y a là, suivant la longueur de l'axe, 2, 3 à 6 feuilles en 1-2 verticilles. On peut en trouver jusqu'à 4 qui soient fertiles, 3 d'un verticille inférieur, 1 d'un verticille supérieur.

Chez *J. virginiana*, on trouve parfois une « columelle » réduite à une seule feuille, et cette feuille unique est la feuille fertile (fig. 390, G). Nous avons ici un seul ovule terminal, comme chez *Taxus*.

Il y a donc, chez les Genévriers, des cônes-inflorescences, comme chez les autres Conifères et des cônes-fleurs (*J. communis* et, dans l'ensemble, la sect. *Oxycedrus*). Le cône de *J. chinensis* montre une structure intermédiaire.

Les Genévriers montrent, sur une autre lignée que les Bennettiales (p. 358), comment la fleur, au sens classique du terme, a pu se former aux dépens d'organisations plus complexes, en particulier très ramifiées.

Les ovules de Genévriers sont entourés de bractées qui, à maturité des graines, enferment étroitement celles-ci pour constituer une sorte de fruit, la « baie du Genièvre ». Ces bractées constituent un involucre protégeant les ovules. Les diverses parties n'ont qu'à s'unir pour former un ovaire clos à placentation centrale, c'est-à-dire une fleur unisexuée ♀ d'Angiosperme. Les « carpelles » d'une telle fleur ne sont donc pas les vrais sporophylles. Ceux-ci sont les téguments, et l'ovaire est formé d'un involucre.

(1) Et chez quelques espèces de la sect. *Sabina*.

Pour qu'une fleur hermaphrodite se forme, il suffirait que certaines des feuilles situées sous les faux carpelles deviennent pollinifères, ce qui a été effectivement constaté chez *J. communis* (fig. 390, D).

Taxacées. — Chez *Taxus baccata* L. (fig. 393), nous sommes en présence d'une « fleur terminale » comme chez *Juniperus virginiana* (fig. 390, G).

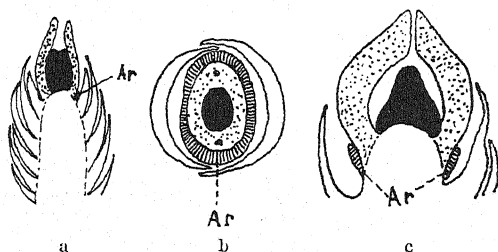


FIG. 393. — Ovule (cône) de *Taxus baccata*.

a : coupe longitudinale d'un jeune organe montrant les pièces involucrales et la naissance de l'arille (Ar).
b : coupe transversale d'un ovule.
c : détail de a. Le tégument est pointillé
(d'après HAGERUP).

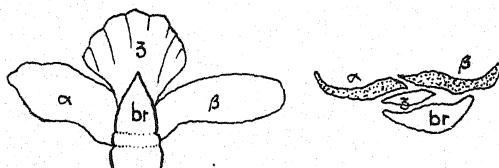
L'axe court qui portera l'ovule unique est garni d'un certain nombre de feuilles écailleuses dont la dernière, l'apicale, est le macrosporophylle et abrite l'ovule.

L'arille est une excroissance du tégument. HAGERUP se demande si l'arille ne peut être considérée comme homologue d'un deuxième tégument; ce dernier ne serait évidemment pas comparable à celui des Podocarpacees.

Ces faits permettent de tirer un certain nombre de conclusions importantes dont nous avons déjà fait largement l'application dans les chapitres précédents :

1° L'appareil ovulifère des Conifères est un axe secondaire qui se

FIG. 394. — Complexe bractée - écaille ovulifère virescente de Pinacée montrant les 3 feuilles portées par l'axe secondaire dont α et β sont normalement fertiles (d'après HAGERUP).



développe à l'aisselle d'une bractée. Il n'est pas une dépendance morphologique de cette dernière.

2° Cet axe secondaire se développe exactement comme un axe végétatif. Il débute par deux préfeuilles transversales auxquelles succèdent un certain nombre d'autres feuilles. Dans les cas examinés, les feuilles inférieures (préfeuilles et parfois quelques autres feuilles) sont fertiles, tandis que les feuilles supérieures formeront la partie essentielle des « écailles » ou la ligule de certains cônes.

3° Les vrais carpelles (macrosporophylles) des Conifères sont les

téguments des ovules (1). Les feuilles stériles de l'axe secondaire sont des carpelles stériles.

4° Le cône de presque tous les Conifères, en admettant la terminologie classique, est une inflorescence dans laquelle les axes secondaires représentent les fleurs. Celles-ci sont composées d'ovules nus.

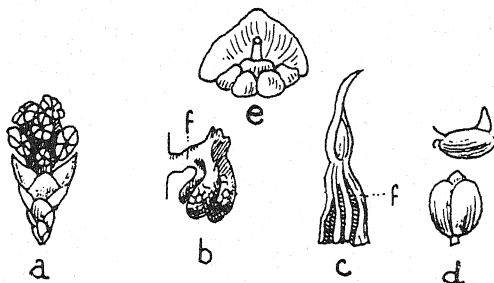
Dans quelques cas rares (*Juniperus*, *Taxus*), les macrosporophylles sont des feuilles portées par l'axe principal du cône ; dans ces cas, on peut parler d'une « fleur » terminale. Chez *Taxus*, elle serait acyclique, unisexuée, unicarpellée (uniovulée).

7° Dans certains cas anormaux (*Saxegothaea*), l'« écale », au lieu d'être sur la bractée, est sous elle, ce qui montre que l'écale peut

FIG. 395.

Étamines des Conifères.

- a : *Taxus*.
- b : *Torreya*.
- c : *Araucaria*.
- d : *Larix*.
- e : *Taxodium*.
- f : filets (chez *Taxodium*, l'étamine est vue par sa face postérieure, le filet, sectionné à sa base, étant l'élément cylindrique portant l'écusson triangulaire et les sacs polliniques).



se déplacer sur l'axe primaire, comme le sporangiophore des Articulées (p. 194).

L'interprétation de tous ces faits est confirmée par la structure du sommet des cônes, très souvent stérile, et par les virescences (fig. 394). A la place des ovules, il y a des préfeuilles développées ; dans les virescences, on voit même les trois feuilles occupant l'axe secondaire dans l'ordre où elles doivent être, et présentant toutes les formes intermédiaires entre le tégument cylindrique et la feuille à limbe en lame ou en aiguilles.

L'appareil ♂. — L'appareil reproducteur ♂ a été beaucoup moins discuté. Les sporophylles de Pin, par exemple, sont directement insérés sur l'axe du petit cône. Celui-ci représente donc une fleur au même titre que celle de *Juniperus communis*. Cependant, certains auteurs ont admis que le cône ♂ représente, lui aussi, une inflorescence, chaque sporophylle étant une fleur, réduite à une étamine.

(1) Il est juste de reconnaître que LIGNIER et TISON ont affirmé, avant HAGERUP, en 1912, que le tégument était une feuille et que le nucelle était une dépendance d'un macrosporophylle, mais ils n'ont pas tiré toutes les conclusions de leur découverte ; ces deux auteurs ont admis un ovaire (le tégument étant de nature carpellaire) contenant un ovule réduit au nucelle.

On distingue plusieurs types d'étamines (fig. 395) :

Chez *Taxus*, l'étamine est peltée et les sporanges tous fertiles sont rayonnants. *Torreya* (Taxacées) a des étamines semblables, mais les trois sacs polliniques internes (c'est-à-dire situés du côté intérieur) sont habituellement stériles.

Chez les Araucariacées, un grand nombre d'anthères libres sont insérées sur la face inférieure de la partie dilatée des étamines. Ces organisations marquent une tendance intéressante vers l'étamine bilatérale à sacs polliniques d'un seul côté.

Les Cupressacées, Taxodiacées, ont des étamines en écailles recourbées vers le haut et plus ou moins peltées, et des sacs polliniques suspendus sur la face inférieure.

Les Pinacées et Podocarpacees ont des étamines foliacées écailleuses, avec 2 sacs polliniques étroitement concrescents avec la face inférieure.

L'étamine peltée représente certainement une forme archaïque. Elle rappelle les microsporanges de Ptéridospermées. Celle de *Taxus*, par exemple, peut être considérée comme un système d'axes d'origine dichotomique contracté. Celles de *Torreya*, *Araucaria*, en représentent une forme dans laquelle les télomes d'un côté, au lieu d'être fertiles, seraient stériles et concrescents ou manqueraient, ce qui donne à cette étamine sa forme particulière. Le filet, dans ces étamines, serait le pied commun du système dichotomique originel.

L'étamine foliacée dériverait aussi d'une ramification du type dichotomique originel, par contraction et fusion de télomes avec foliarisation.

Théoriquement, lorsqu'on va au fond de la question, le chaton ♂ est, comme le cône ♀, un ensemble ramifié, mais beaucoup plus contracté que l'organe ♀. Le haut degré de contraction du cône ♂ ressort encore du fait qu'on a vu des étamines de Pin axillant des écailles ovulifères rudimentaires. Le cône ♂ serait donc homologue d'un cône ♀ réduit aux bractées. Ajoutons qu'on a observé (MOLLIARD) des cônes ♀ anormaux de *Picea* dans lesquels l'écaille ovulifère était staminifère, et d'autres où la bractée-mère était étamine, l'écaille étant, dans ce cas, absente.

Autres caractères des Conifères.

Ramification. — Les C. sont monopodiques. Les exceptions sont très rares; les rameaux de *Taxodium* sont sympodiques.

Anatomie. — Les C. sont eustéliques, à moelle très réduite, endarches. Le bois secondaire est puissamment développé, compact, composé exclusivement de trachéides à parois radiales aréolées. Chez certains C. (Araucariacées), les aréoles sont plus ou moins hexagonales, serrées et disposées sur plusieurs rangées verticales, type d'ornementation très ancien, puisqu'il

existe chez les Cordaïtales. Il survit aussi dans le bois des racines de la plupart des C., mais y est moins net.

Les trachéïdes sont toujours très longs (1,25 mm. à 4 mm.), le diamètre étant de 20-70 μ .

Chez les C. plus récents, et à partir du Jurassique, on ne voit, en général, qu'une seule rangée d'aréoles. Certains genres (*Taxus*, *Cephalotaxus*, *Torreya* et *Pseudotsuga*) ont des trachéïdes à la fois aréolés et spiralés.

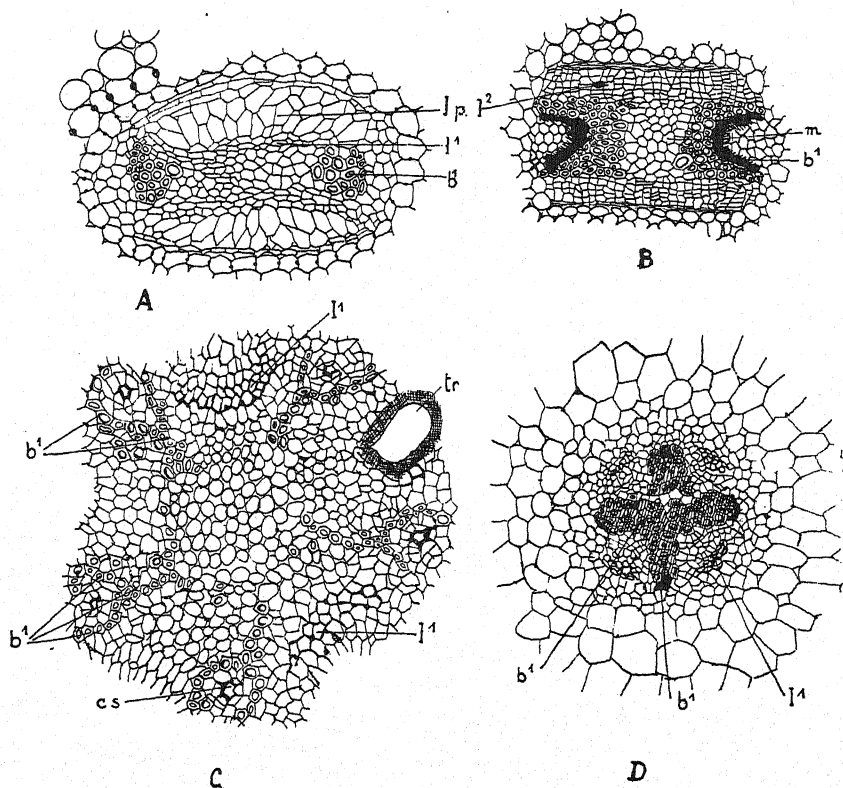


FIG. 396. — A : racine de la plantule de *Libocedrus decurrens*. — B : milieu de l'hypocotyle de *L. decurrens*. — C : racine de la plantule de *Pinus pinea*. — D : hypocotyle de *Tetrclinis quadrivalvis* (toutes les figures d'après BOUREAU).

b¹ : bois primaire. — l¹ : liber primaire. — l² : liber secondaire.
cs : canal sécréteur. — tr : cicatrice de traumatisme.

Les rayons médullaires du bois secondaire sont très étroits, formés, en général, d'une seule épaisseur de cellules. Les rayons médullaires ne sont jamais bien hauts (20-25 cellules au maximum). Leur structure est assez diverse et fournit des caractères précis pour la reconnaissance des genres et même des espèces. Le liber est formé de tubes criblés imparfaits.

La structure anatomique des feuilles rappelle celle des Lépidoendrons,

par le tissu de transfusion, reste de métaxylème centripète, et par la situation des stomates. Les stomates des *C.* sont du type haplochéile, comme ceux des Cordaïtales, Ptéridospermées, Cycadales, Ginkgoales et Ephédraées.

Plantule. — L'anatomie des plantules des *C.* est beaucoup plus intéressante que celle des organes adultes, parce qu'elle y révèle un certain nombre de traits ancestraux (E. BOUREAU, P. BERTRAND).

Les divers types de structure qui survivent dans les plantules (radicules) de Conifères actuels peuvent se classer, suivant P. BERTRAND, en plusieurs groupes (fig. 396).

a) Plantules à structure de *Clepsydropsis* (Cladoxylales) ou de *Dineuron* (Zygoptéridales); c'est un type diarche. Il existe chez *Libocedrus decurrens*, *Cunninghamia sinensis*, *Cupressus sempervirens* var. *fastigiata* (fig. 396, A, B).

b) Plantules tricotylées ou polycotylées à structure de *Sphenophyllum*. C'est le type triarche ou polyarche. Il existe chez *Cryptomeria japonica* (CHAUVEAUD), *Tsuga canadensis*, *Pinus* (*P. silvestris*, *P. pinea*, *P. canariensis*), *Picea* (fig. 396, C).

Les espèces triarches rappellent *Sphenophyllum plurifoliatum*, les polyarches les *Sph.* permien et *Sph. insigne* du Carbonifère inf.

c) Plantules reproduisant plus ou moins complètement la structure de certaines Ptéridospermées (*Lyginopteris*, *Heterangium*, *Tetrastichia*). C'est le type tétrarche, qui existe dans les plantules quadricotylées, p. ex. chez *Tetraclinis quadrivalvis* (fig. 396, D).

2. — LES CONIFÉRALES FOSSILES

Conifères entièrement éteints, la plupart anciens.

Nous groupons ici un certain nombre de genres de Conifères connus exclusivement à l'état fossile, ayant vécu du Carbonifère sup. au Jurassique, caractérisés par une organisation primitive de leurs cônes et de position systématique isolée encore mal définie.

Lebachia FLORIN - (*Walchia* [SCHLOTH.] STERNBG.). — Ce genre a fait l'objet, récemment, de travaux importants de la part de FLORIN. Reprenant l'étude des *Walchia*, FLORIN a remarqué que sous ce nom générique étaient groupées des plantes appartenant à deux genres qu'il appela *Lebachia* (1) et *Ernestiodendron*.

FLORIN a proposé de réserver le nom de *Walchia* aux échantillons d'organes stériles feuillés ne pouvant être déterminés avec précision, celui de *Gomphostrobus* MARION aux feuilles bifides et écailles de cônes bifides, de *Walchiostrobus* FLORIN aux cônes ♀ ressemblant à ceux de *Lebachia*, mais ne pouvant être mieux déterminés, de *Walchianthus* FLORIN aux cônes ♂ qui ne peuvent être déterminés avec pré-

(1) Nom donné d'après la localité de Lebach, dans la Sarre.

cision, de *Pollenites* aux grains de pollen de *Walchia*, de *Walchiopremnon* à des morceaux de troncs de *Walchia* et de *Tylodendron*. C. E. WEISS à la moelle de *Walchia*.

Les *Lebachia* étaient des arbres de petite taille, à tronc élancé, à ramification monopodique, à rameaux primaires verticillés, ceux d'ordre supérieur alternes ou opposés, souvent pendants. Le tronc, à l'état jeune, ainsi que les rameaux, étaient revêtus densé-

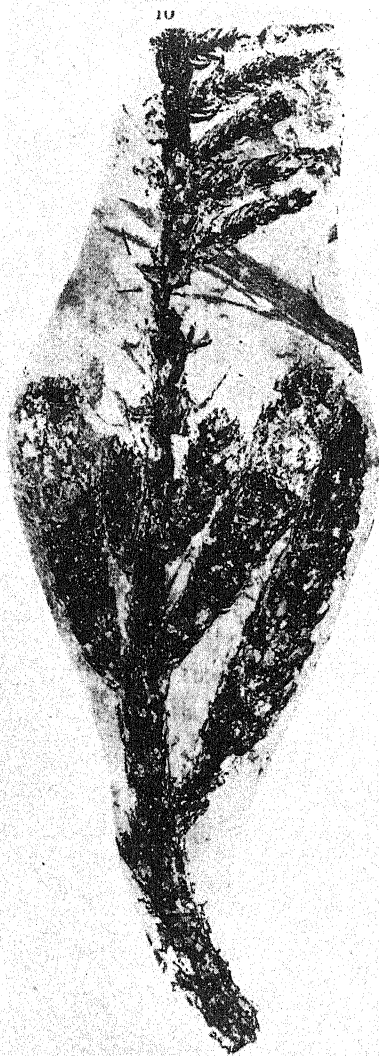


FIG. 397.



FIG. 398.

FIG. 397. — Cône ♀ de *Lebachia piniformis* (1/2 grand. nat.; d'après FLORIN).

FIG. 398. — Côté abaxial du rameau-écaille avec la bractée-mère (*Gomphostrobus*) bifide (× 20, réduit de moitié; d'après FLORIN).

ment de feuilles disposées en hélice, bifaciales, apprimées contre l'axe ou faiblement écartées, décurrentes, légèrement trigones ou tétragones,

bifides (1), sauf celles des rameaux de dernier ordre, probablement uninervées et stomatifères sur les deux faces.

Les bourgeons n'ont pas d'écailles.

Les stomates sont haplochéiles, rangés en deux lignes sur chaque face. Sur la face supérieure, les stomates atteignent presque le sommet, alors que, sur la face inférieure, ils n'occupent que la moitié basale.

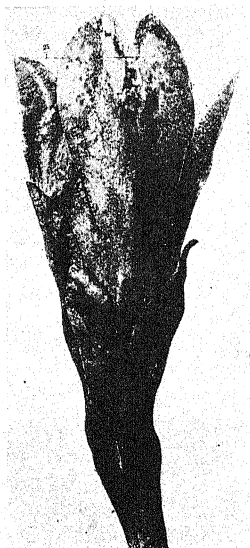


FIG. 399.

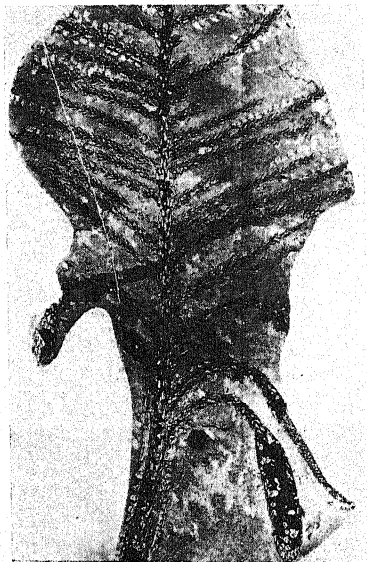


FIG. 400.

FIG. 399. — Rameau-écaille fertile, vu du côté adaxial ($\times 25$; réduit de moitié); la feuille échancrée, vue de face, est l'ovule avec son tégument foliacé (d'après FLORIN).

FIG. 400. — Rameau avec cônes ♂ de *Lebachia piniformis* (1/2 grand. nat.; réduit de moitié; d'après FLORIN).

Les feuilles des rameaux de dernier ordre sont dressées et ont des stomates alignés en raies.

Les cônes sont unisexués, habituellement sur des rameaux différents (fig. 397-400).

Les cônes ♀ sont terminaux, fixés au bout de rameaux plus ou moins dressés, fusiformes, porteurs de bractées herbacées, bifides (*Gomphostrobus*), à stomates sur les deux faces. A l'aisselle de chaque bractée, il y a des axes courts, légèrement aplatis, portant un assez grand nombre de feuilles largement décurrentes en ordre spiralé; les unes

(1) On ne sait si ce caractère est constant.

sont fertiles, les autres stériles (fig. 398, 399). Ces axes fertiles sont homologues de l'écaille des Conifères vivants.

A la base des axes fertiles, il y a plusieurs feuilles stériles. Les feuilles fertiles, au nombre de 1 ou 2, sont au sommet et adaxiales ; elles portent chacune un ovule terminal, orthotrope (anatrope chez *Walchia germanica* FLORIN), aplati, avec un tégument échancré au sommet et pourvu de stomates et de poils. Ce tégument, selon FLORIN, est la feuille fertile elle-même ; il s'insère normalement dans la spire phyllotaxique du rameau, comme le porte-ovule chez *Cordaianthus*.

Le prothalle ♀ a deux archégones globuleux.

La graine est aplatie, ovale, avec une aile marginale échancrée.

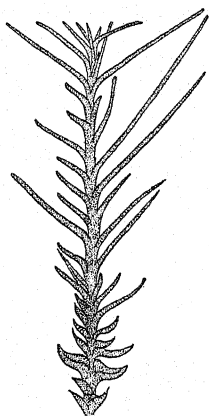


FIG. 401.

FIG. 401. — *Voltzia heterophylla* (pris dans ZEILLER).

FIG. 402. — *Ullmannia*.
Feuille et coupe trans-
versale (d'après POTO-
NIÉ, SOLMS-LAUBACH).



FIG. 402.

Les cônes ♂ (fig. 400) sont terminaux sur les rameaux de dernier ordre. Ils portent des spires de microsporophylles sessiles, imbriqués. Ceux-ci sont bifaciaux subpeltés, plus ou moins aigus, probablement uninervés et portent sur la face inférieure deux microsporangies (1). Les microspores sont ovales-arrondies à pôles aplatis et exine finement granuleuse, sans cicatrice de tétrade, avec sac aérifère.

FLORIN a reconnu une quinzaine d'espèces de *Lebachia* qui sont aujourd'hui bien caractérisées, ayant vécu du Stéphanien moyen au Permien inf.

Le g. *Lebachia* démontre de la manière la plus irréfutable que l'écaille ovulifère est un axe court feuillé, et que certaines de ses feuilles sont téguments. Le tégument de l'ovule a ici très nettement la forme de feuille ; il présente encore des stomates et des poils. Il est donc le vrai sporophylle, comme l'a démontré HAGERUP (2).

(1) Nombre non certain, mais très probable.

(2) FLORIN donne de l'ovule une interprétation légèrement différente de celle d'HAGERUP ; il croit que le tégument résulte de l'union de deux télomes fusionnés par leurs bords et abritant un télome fertile central.

Ernestiodendron FLORIN. — Ce genre, du Stéphanien-Permien, a été établi par FLORIN pour *Walchia filiciformis* (SCHOLTH.) STERNBG.

Il se distingue de *Lebachia* par ses feuilles non décurrentes, par les feuilles des rameaux de dernier ordre écartées de l'axe, par ses stomates autrement disposés, par ses cônes moins feuillés, ses bractées simples, non bifides et par ses axes ovulifères très aplatis.

Voltzia BRONGT. — Les *V.* sont du Trias inf. C'étaient des arbres à rameaux de 1^{er} ordre, verticillés, ceux de second ordre alternes. L'espèce la plus connue est *V. heterophylla*, avec ses rameaux feuillés rappelant ceux d'*Araucaria excelsa*, mais hétérophylles, les feuilles des parties supérieures des rameaux étant longuement linéaires et aplatis (2-5 cm.), les autres falciformes, courtes, tétragones, décurren-tes (fig. 401).

Les cônes sont ovoïdes, courtement pédonculés; les ♀ cylindriques très allongés, formés de bractées lâchement imbriquées et lancéolées, portant à l'aisselle des axes aplatis avec des feuilles fertiles à ovules anatropes.

Le genre, au sens courant, est artificiel; il est encore mal connu. Selon KRAÜSEL et HIRMER, les vrais *Voltzia* seraient des Taxodiacées. Les *Voltzia heterophylla* de l'hémisphère S., de la flore à *Glossopteris* de l'Amérique du Sud et de l'Inde, appartiennent au genre *Buriadia* (FLORIN).

*
**

Sont voisins des genres *Lebachia* et *Ernestiodendron*, les genres *Paleotaxites* D. WHITE, *Carpentieria* NEMEJC et AUGUSTA, *Lecrosia* FLORIN, *Buriadia* SEW. et SAHN; *Paranocladus* FLORIN, du Carbonifère sup. - Permien inf. (1); *Voltziopsis* (H. POT.) FLORIN, du Trias, — ces trois derniers de l'hémisphère Sud —; *Pseudovoltzia* FLORIN, du Permien inf.; *Swedenborgia* NATH. (remarquable par ses cônes lâches, serait, selon HIRMER, une Taxodiacée); *Ullmannia* GOËPP., du Permien sup., et *Walkomiella* FLORIN, du Permo-Carbonifère d'Australie.

Nous dirons ici quelques mots de certains d'entre eux.

Le g. **Walkomiella** FLORIN (*Walkomia* FLORIN, non SCHUSTER; *Echinostrobus australis* SCHENK.) a été mis récemment en évidence par FLORIN. On en connaît une espèce, *W. australis* FLORIN, du Permien sup.

W. australis était probablement un grand arbre ressemblant à *Araucaria Cunninghamii*, à rameaux flexueux densément recouverts de feuilles alternes squamiformes, acuminées, triangulaires, largement décurrentes, munies sur la face supérieure de deux bandes stomatifères à stomates haplochéiles. On n'en connaît pas les cônes. Les affinités de ce Conifère sont complètement inconnues.

(1) Pour les genres *Paleotaxites*, *Carpentieria*, *Buriadia*, *Lecrosia*, *Paranocladus*, voir FLORIN : Die Koniferen des Oberkarbons u. d. unteren Perms. *Paläontographica*, 1940.

Cette plante avait été attribuée par erreur au g. *Echinostrobus*, mais celui-ci est entièrement nordique (p. 391).

Le g. *Ulmannia* (fig. 402) a des feuilles serrées, ovales ou lancéolées-aiguës ou obtuses, décurrentes, souvent carénées, apprimées ou étalées, un peu aploïtes, uninervées, avec des stomates sur les deux faces en nombreuses lignes longitudinales parallèles. La section transversale offre la forme d'un fuseau transversal et montre de chaque côté de la nervure une « aile » de tissu de transfusion caractéristique.

Les cônes ♀ sont cylindriques terminaux, dressés, lâchement imbriqués, à bractées en alène, à l'aisselle desquelles il y a une grande « écaille ovulifère », orbiculaire ou en éventail, résultant, selon FLORIN, de la conrescence des feuilles de l'axe-écaille. Il n'y aurait qu'un seul macrosporophylle fertile, il est probablement inséré à la base et adaxial.

Il n'y a donc qu'une graine à l'aisselle de chaque bractée.

Voltziopsis (H. POT.) FLORIN. — Ce genre se distingue des *Voltzia* par ses graines plus petites et terminales, droites, non renversées. Il est spécial à l'hémisphère Sud (Afrique Orientale, Madagascar). HIRMER considère ce genre comme appartenant aux Taxodiacees.

Conifères fossiles, la plupart connus aussi à l'état vivant.

ABIÉTINÉES

Pinacées. — GÉNÉRALITÉS. — Les A. ne comprennent qu'une seule famille, les Pinacées, mais c'est la famille de Conifères, et même de toutes les Gymnospermes actuelles, la plus importante. Les genres les plus représentatifs des Gymnospermes font partie de cette famille (Sapin, Epicéa, Pin, Mélèze, etc., etc.). Les P. sont presque exclusivement des habitants de l'hémisphère boréal. *Pinus insularis* existe aux Iles de la Sonde, et *P. Merkusii* en Indo-Chine et dans les Iles de la Sonde; *Abies religiosa* descend jusqu'en Amérique centrale.

Les P. sont presque toutes des arbres dont certains atteignent les tailles les plus élevées (*Abies grandis*, jusqu'à 100 m., *A. alba*, jusqu'à 64 m.).

Les P. sont monoïques. Les cônes ♂ ont la forme de chatons plus ou moins ovoïdes formés de sporophylles foliacés portant chacun deux microsporanges.

La structure du cône ♀ a été étudiée précédemment (p. 371). Le nucelle des ovules est complètement libre dans l'ovule très jeune, puis s'unit au tégument. Celui-ci a un micropyle papilleux et plus ou moins lobé-dilaté.

LES PINACÉES FOSSILES. — Le bois des P. est connu sous les noms de *Piceoxylon* GOTH. (*Pityoxylon* KRAÜS, pp.), de *Pinuxylon* GOTH. (*Pityoxylon* KRAÜS, pp.). Le premier comprend des bois de *Picea*, *Larix*, *Pseudotsuga*. Un des plus anciens de ces bois date du Crétacé inf. du Spitzberg : *Piceoxylon antiquus* Goot. Le second réunit les bois de Pins (les bois les plus anciens n'ont pas de trachéides transversaux).

Cedroxylon (KRAÜS.) GOTH. groupe les bois des *P.* qui ne peuvent être rangés dans les genres précédents (voir aussi p. 387).

SEWARD a proposé d'appeler *Pityites* tous les fossiles de *P.* qui ne peuvent être précisés (1). Pour les feuilles fixées en bouquets (*Cedrus*, *Larix*), on réserverait plus spécialement le nom de *Pityocladus* NATH., et pour les feuilles isolées, celui de *Pityophyllum* NATH.; pour les cônes, celui de *Pityostrobus* NATH.; pour les organes ♂, celui de *Pityanthus* NATH.; pour les graines, celui de *Pityospermum* NATH., et pour les microspores enfin, celui de *Microsporites* SEW.

Abies (TOURN.) A. DIETR. (Sapin). — Ce genre de l'hémisphère boréal des deux mondes, qui compte plus de 50 espèces, est peu connu à l'état fossile. M^{me} G. A. DUBOIS-LADURANTIE a fait récemment une étude critique de quelques espèces fossiles de France. *Abies Ramesi*, Sapin du Miocène inf., est probablement l'ascendant d'*A. pectinata*; il se rapproche beaucoup du Sapin pectiné actuel (2).

Les aiguilles semblables à celles d'*Abies* trouvées dans le Crétacé inf. sont d'attribution très douteuse.

Abietites Valentini KURTZ (Crét. Am. S.) est une Protéacée (BERRY).

Keteleeria CARRIÈRE. — Les 3-4 espèces de *K.* habitent la Chine. On a trouvé ce genre depuis le Miocène. *K. Lôhri* ENGL. et KINK., du Pliocène de Francfort, a été comparé avec *K. Davidiana* (BERTR.) BEISSN., de Chine.

Pseudotsuga CARRIÈRE. — Les *P.* (une dizaine d'espèces) sont sino-américains. Le genre est connu à l'état de bois fossile dans le Miocène de l'Amérique du Nord, de Silésie et de Syrie, mais la détermination spécifique de ces bois est impossible.

Tsuga CARRIÈRE. — Les *T.* (15 espèces environ) habitent l'Amérique du Nord et l'Asie, de l'Himalaya au Japon. A l'état fossile, on connaît, entre autres :

T. europaea MENZEL, du Miocène de Rhénanie, voisin de *T. americana* actuel. Certains restes interglaciaires de Pologne ont également été attribués à cette espèce, de sorte qu'il est possible que le g. *Tsuga* n'ait disparu d'Europe que depuis le quaternaire récent.

Pityites Solmsi SEW., du Wealdien d'Angleterre, est parfois rapproché du g. *Tsuga*, mais ce rapprochement est très douteux.

(1) ENDLICHER avait proposé le nom de *Pinites*; mais il vaut mieux réserver, à l'avenir, le nom pour les fossiles qu'on a de bonnes raisons de rapprocher des Pins.

(2) LAURENT appelle même *A. pectinata* le Sapin (*A. Ramesi*) du Pliocène de Cheylade.

Picea A. DIETR. (Epicea). — Il y a une cinquantaine d'espèces d'Epiceas très répandus sur l'hémisphère septentrional.

Le genre est l'un des plus anciens parmi les Pinacées que nous puissions déterminer avec certitude. Des restes d'attribution générique à peu près certaine sont connus depuis le Crétacé inf. Au Crétacé sup. de Bohême, on signale *P. protopicea* VEL.. A l'Oligocène, a existé *P. Engleri* CONW., voisin de *P. ajanensis* FISCH., d'Asie orientale. Dans le Tertiaire récent, on a reconnu des Epiceas très voisins de *P. excelsa*, tels *P. excelsa* var. *alpestris* GLÜCK, du Pliocène d'Allemagne du Sud. Le Préglaaciaire de Saxe a fourni *P. omorikoides* WEBER, voisin de *P. omorika* (PANCIC.) WILLK., de Yougoslavie.

Le g. *Piceites* désigne un grand nombre de restes très divers (Algues, Articulées, Lépидодендрон, *Araucarites*, *Podocarpus*, etc.) et est donc sans valeur systématique.

Larix MILLER (Mélèze). — Les 10 espèces de Mélèzes vivants habitent les montagnes et les régions subarctiques de l'hémisphère Nord. On cite à l'état fossile *L. fossilis* LAUBY, du Tertiaire de France, et *L. decidua* MILL., notre Mélèze, dans le Pliocène. On a trouvé des bois de Mélèzes à différents niveaux du Tertiaire.

Pseudolarix GORD. — Actuellement, une espèce en Chine. Le genre est connu depuis le Miocène.

Cedrus (TREW.) LINK. — Il n'y a plus que quatre espèces de Cèdres vivants : *C. libanotica* TREW., du Proche-Orient; *C. brevifolia* DODE, de Chypre; *C. atlantica* MANETTI, de l'Afrique du Nord, et *C. deodora* (ROXB.) LOUD., de l'Himalaya.

On a décrit, depuis le Crétacé inf., des restes attribués au g. *Cedrus*, mais l'attribution générique de tous ces restes est encore incertaine. Ces cônes attribués provisoirement au genre sont souvent réunis sous le nom de *Cedrostrobus* STOKES.

L'existence du g. *Cedrus* est certaine à partir du Tertiaire : *C. Lopatini* HEER, du Tertiaire de la Sibérie orientale; *C. vivarensis* BOULAY et *C. miocenica* LAUBY, du Miocène de France.

Les bois fossiles décrits sous le nom de *Cedroxylon* (KRAÜS.) GOTH. ne sont pas tous des bois de Cèdres. *C. varollense* REN. et ROCHE, par exemple, du Permien inf. d'Autun, est un bois de *Dadoxylon* (KRAÜS.).

Plusieurs des cônes attribués à ce genre Cèdre, surtout parmi les plus anciens, ont des formes intermédiaires entre ceux de *Cedrus* et d'*Araucaria* ou de *Pinus*.

Apterostrobus GOTHAN et NAGEL. — Ce genre exclusivement fossile (*A. cedroides* GOTH. et NAGEL., de l'Eocène inf.) a des cônes rappelant, par leurs écailles ovulifères et la petite taille des bractées, ceux du Cèdre, mais ils sont plus allongés et à graines aptères.

Pinus L. et Prepinus. — Il existe une centaine d'espèces de Pins, toutes sur l'hémisphère septentrional, sauf rares exceptions (voir p. 385).

Il y a de nombreux restes de *P.* qui prouvent que ce genre existait déjà largement au Crétacé d'Europe, et même au Wealdien.

Les *Pinites* paléozoïques décrits sont jusqu'à présent tous très douteux. Plusieurs sont des bois de *Dadoxylon*.

Le bois est connu sous le nom de *Pinuxylon* GOTHAN.

On reconnaît des sections actuelles du genre dès le Crétacé inf. : ainsi *P. Fittoni* UNG. et *P. Sauvagei* FLICHE et ZEILLER appartiennent à la sect. *Pinaster* et rappellent le Pin Laricio; *P. Coemansi* HEER appartient peut-être à la sect. *Strobus*.

Au Crétacé sup., on a pu identifier les sections *Taeda*, *Strobus*, *Pinaster*, et des espèces à cheval sur deux sections ou deux genres, telles *P. gibbosa* COEM (à cheval sur les sect. *Strobus* et *Cembra*), *P. Heeri* COEM. (à cheval sur les Cèdres et la sect. *Cembra* des Pins).

A partir du Tertiaire, les Pins abondent dans de nombreux dépôts. D'une façon générale, presque toutes les espèces aujourd'hui Nord-américaines et d'Extrême-Orient vivaient, au Tertiaire, en Europe.

Au Miocène, on cite : *P. taedaeformis* HEER, en Suisse; *P. Mettenii* UNG. (sect. *Pseudostrobus*) et *P. pinastroides* UNGER (sect. *Pinaster*), dans la Wetterau; *P. spinosa* HERBST (sect. *Taeda*), à Weimar et en Silésie. Du Pliocène-Pléistocène : *P. Santiana* GAND (sect. *Pseudostrobus*), de Sienne; *P. silvestris* L., *P. montana* MILL., *P. halepensis* MILL., var. *ataworum* MAR. en France.

Dans les tufs quaternaires du Sud de la France, on a reconnu *P. Laricio* POIR. (*P. Salzmanni* DUNAL.). Pendant les glaciations, le Pin Cembro existait en Italie du Nord, près d'Ivrée.

Le g. *Prepinus* (*P. statenensis* HOLL. et JEFFR. et *P. viticitensis* JEFFR.), du Crétacé inf. et moyen, désigne des rameaux courts, mais à feuilles se distinguant par une structure anatomique particulière (faisceau unique, bois mésarche et un tissu de transfusion complexe).

Chez *P. viticitensis*, les canaux sécréteurs des feuilles sont, contrairement à ce que l'on voit chez les Pins actuels, en continuité avec ceux de l'écorce de la tige.

CUPRESSINÉES

Ce groupe comprend deux familles : les Taxodiacées et les Cupressacées.

Taxodiacées. — GÉNÉRALITÉS. — Les T. sont actuellement toutes circumtropicales, à l'exception du g. *Taxodium* dont les trois espèces habitent l'Amérique du Nord atlantique et le Mexique.

La famille compte huit genres vivants : *Sciadopitys* SIEB. et ZUCC., *Sequoia* ENDL., *Taxodium* RICH., *Glyptostrobus* ENDL., *Cryptomeria* D. DON., *Athrotaxis* D. DON., *Taiwania* HAYATA et *Cunninghamia* R. Bv.

Les T. sont des arbres pouvant parfois atteindre une taille énorme (1), à ramification monopodique ou sympodique.

Sciadopitys a des rameaux courts axillaires portant deux feuilles allongées et conrescentes, de sorte que ses « verticilles foliaires » sont, en réalité,

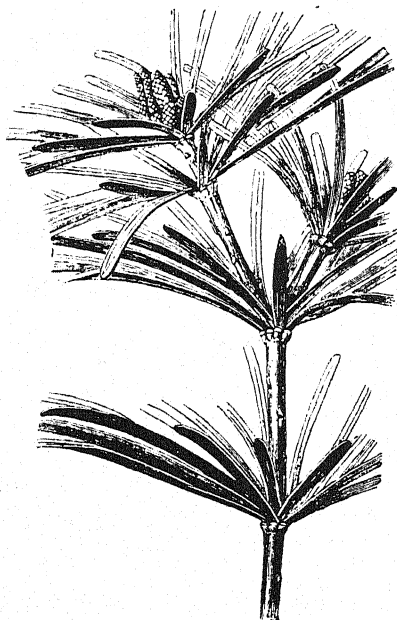


FIG. 403.



FIG. 404.

FIG. 403. — *Sciadopitys verticillata*. Rameau ♂. Observer les feuilles en écaïlles sur les rameaux longs et les rameaux courts à deux feuilles conrescentes formant les verticilles « foliaires ».

FIG. 404. — *Geinitzia Reichenbachii* (d'après HEER).

formés de rameaux extrêmement courts portant théoriquement 2 feuilles (fig. 403) (2). Les feuilles sont très diverses : écaïlles apprimées (*Athrotaxis*), aiguilles (*Taxodium*), falciformes (*Cunninghamia*), linéaires (rameaux longs de *Sciadopitys*), plates ou carénées (*Cryptomeria*), souvent dimorphes (en écaïlles sur les rameaux longs, linéaires sur les rameaux courts [*Sciadopitys*, *Taxodium*]).

Les chatons ♂ sont terminaux (*Athrotaxis*) ou axillaires (*Taiwania*, *Sciadopitys*), glomérulés (*Cunninghamia*, *Taxodium*).

Les microsporophylles sont formés d'un filet court et d'un écusson sporangifère, avec 2-9 microsporangies libres sur son bord inférieur (fig. 395, e).

Les cônes ♀ sont isolés, terminaux ou subterminaux. Nous avons étudié leur structure (p. 369).

(1) *Sequoia gigantea* atteint 100 m. de hauteur.

(2) Certains faits tératologiques permettent de se demander si cette feuille double des *Sciadopitys* n'est pas un rameau (cladode).

LES TAXODIACÉES FOSSILES. — Les bois ont reçu le nom de *Taxodioylon* (HARTIG) GOTHAN (1).

Sciadopitys SIEB. et ZUCC. — Ce genre ne compte actuellement qu'une espèce (*S. verticillata* [THUNB.] et ZUCC., du Japon); il est connu à l'état fossile par *S. tertiara* MENZEL, du Miocène et du Pliocène des pays rhénans et de Silésie, espèce voisine de l'actuelle. On trouve des aiguilles du type *S.* depuis le Rhétien. Elles ont été appelées *Sciadopitytes* GOËPP.

Sequoia ENDL. (*Sequoiites* SEW.). — Il n'y a plus que deux espèces de *Sequoia* : *S. gigantea* (LINDL.) DEC. et *S. sempervirens* (LAMB.) ENDL., toutes deux en Californie.

On connaît de nombreux restes fossiles du Crétacé et du Tertiaire d'Europe, d'Asie et d'Amérique du Nord. Le genre est peut-être plus ancien encore, car FLICHE et ZEILLER ont décrit, dans le Jurassique sup. de Boulogne, une espèce qu'ils ont appelée *S. problematica*, en raison des doutes qu'on peut avoir sur l'homologation avec l'espèce actuelle.

Les *S.* fossiles décrits d'échantillons de l'hémisphère Sud sont des *Dacrydium*, des *Athrotaxis*, des *Podocarpus* ou *Acropyle*. *S. Langsdorfii* (BRONGT.) HEER, très abondant au Miocène arctique, a été identifié avec *S. sempervirens* actuel. Le bois de cette espèce avait reçu le nom de *Taxodioylon sequoianum* GOTHAN.

Conites ovalis (CARR.) SEW., du Gault, désigne un cône appartenant probablement à un *Sequoia*.

Geinitzia ENDL. — Ce genre fossile diffère des *Sequoia* par ses cônes allongés cylindriques, à axe épais, à écailles dilatées au sommet en un écusson hexagonal aussi haut que large.

Les feuilles alternes, falciformes, étroites, allongées, sont densément insérées (fig. 404).

Le g. *G.* a été rencontré dans le Crétacé inf. et sup. de l'Europe moyenne et des régions arctiques. On a identifié plusieurs espèces.

Des formes très voisines de l'Amérique du Nord ont été distinguées sous les noms de *Eugeinitzia* HOLL. et JEFF., et *Pseudogeinitzia* HOLL. et JEFF.

Ceratostrobus VEL. — Cônes semblables à ceux de *Sequoia*, mais à écussons des écailles rhomboïdaux, avec un bec très allongé. Feuilles apprimées. Deux espèces dans le Crétacé sup. de Bohême.

Sphenolepidium HEER. — Ce genre, du Rhétien-Crétacé inf. de l'Amérique du Sud, a été rapproché des *Sequoia*.

Les caractères végétatifs de ce genre rappellent beaucoup le g. *Elatides* (Araucariacées, p. 401). Aussi beaucoup de paléobotanistes rangent-ils ce genre parmi les Conifères de position systématique incertaine. Les *Sph.* de la Terre de Feu sont des Podocarpacees (FLORIN).

(1) Il y a, dans le Jurassique, des bois appelés *Anomaloxylon* GOTHAN que l'on peut rapprocher provisoirement des bois de *T.* vraies.

Taxodium RICH. — Connue à l'état fossile dans un grand nombre de dépôts à partir du Crétacé sup. Au Tertiaire, il était répandu en Eurasie. Il a disparu d'Europe avant le quaternaire.

L'espèce fossile connue, *T. distichum miocenicum* HEER, ressemble beaucoup à *T. distichum* actuel. Celle-ci a été identifiée dans l'Oligocène, sous la forme de *T. dubium*.

Le g. *Microlepidium* VEL., du Cénomanien de Bohême, rappelle beaucoup *Taxodium* par ses cônes de petite taille.

Glyptostrobus ENDL. (1). — Il n'y a dans la flore actuelle qu'une seule espèce de *G.* : *G. pensilis* (STOUNT) K. KOCK., de Chine. Son représentant, à l'état fossile, est *G. europaeus* HEER (Eocène-Pliocène de l'hémisphère Nord jusqu'en Arctique). Le genre date du Crétacé supérieur (Alaska). *G. Gœpperti* CONW. est un *Podocarpus* (KRAÜSEL).

Le bois fossile attribué à *G.* a reçu le nom de *Glyptostroboxylon* CONWENTZ.

Cryptomeria D. DON. — Genre monotype habitant la Chine et le Japon. L'espèce actuelle, *C. japonica* (L. f.) DON., est très voisine de *Cryptomerites du Noyeri* (BAILY) SEW., de l'Eocène d'Angleterre. *Cryptomeriopsis antiqua* STOPES et FUJII, du Crétacé sup. du Japon, dont la position systématique est encore discutée, se rapproche, selon SEWARD, aussi de *C.*

Athrotaxis D. DON et **Echinostrobus** SCHIMP. — Trois espèces actuelles en Tasmanie.

A. Unger HALLE, du Crétacé inf. de Patagonie (fig. 405), est un vrai *A.* (FLORIN).

Athrotaxisopsis FONTAINE, de l'Infracrétacé des Etats-Unis, ressemblant extérieurement beaucoup à *A.*, n'a probablement rien de commun avec ce genre. Par contre, plusieurs fossiles attribués au g. *Sequoia* (*S. Novae Zeelandiae* ETTINGH., *S. australiensis* ETTINGH.) sont des *Athrotaxis*.

On a aussi rapproché des *Athrotaxis* le genre *Echinostrobus* SCHIMP., du Jurassique, mais ces affinités ne sont pas certaines. Les vrais *E.* sont nordiques. *E. australis* SCHENK., élément de la flore à *Glossopteris*, est devenu le type d'un genre nouveau, *Walkomiella* FLORIN (p. 384).

Selon HIRMER, les g. *Voltzia*, *Voltziopsis* et *Swedenborgia* sont aussi des Taxodiacees. Dans ce cas, cette famille daterait du Permien. Les organes ♀ de *Swedenborgia* rappellent ceux de *Cryptomeria* par leurs

(1) Certains auteurs ne distinguent pas les fossiles appartenant aux genres *Taxodium* et *Glyptostrobus*, et admettent pour tous ces restes le g. *Taxodites* UNGER.

écailles 5-fides et 5-ovulées. HARRIS attribue à *S.* certaines feuilles étroites de *Podozamites*.

Cupressacées. — Les *C.* comprennent 15 genres vivants. Six sont sur l'hémisphère Sud : *Actinostrobus* MIQ., *Callitris* VENT., *Callitropsis* COMPTON, *Widdringtonia* ENDL., *Fitzroya* J. D. HOOKE, *Diselma* J. D. HOOKER. Un genre est commun aux deux hémisphères : *Libocedrus* ENDL. Sept sont spéciaux à l'hémisphère Nord : *Tetraclinis* MAST., *Thuja* L., *Fokienia* A. HENRY et H. H. THOMAS, *Cupressus* L., *Chamaecyparis* SPACH, *Juniperus* L. (incl. *Arceuthos* ANT. et KOTSCHY).

Les *C.* ont des feuilles en aiguilles ou en petites écailles apprimées. Les formes de jeunesse ont toujours des feuilles en aiguille, même chez les espèces à feuilles en écailles.

Les cônes ♀ ont été décrits pages 372 et suivantes.

L'ovule de *Tetraclinis articulata* a un tégument avec cellules sclérifiées rappelant le tégument des Préphanérogames (A. JUILLET).

L'anatomie de la tige des *C.* ressemble beaucoup à celle des Taxodiacées.

LES CUPRESSACÉES FOSSILES. — **Fitzroya** J. D. HOOKE. — *Fitzroya tertiaria* BERRY, du Tertiaire de l'Amérique du Sud, est, selon FLORIN, un *Podocarpus*.

Callitris VENT. et **Tetraclinis** MAST. — Le g. *Callitris* est Australien (plus Tasmanie et Nouvelle-Calédonie) ; il comprend actuellement environ 20 espèces. *Tetraclinis*, genre monotype, est surtout Nord-Africain ; quelques colonies sont en Espagne méridionale et à Malte.

On a récolté des *Callitris* fossiles (*Callitrites* ENDL.) dans le Crétacé sup. d'Europe et d'Amérique et le Tertiaire d'Europe. *C. Brongniartii* ENDL., de l'Oligocène-Pliocène (fig. 406) d'Europe, rappelle beaucoup, par ses cônes ♀, *T. articulata*, mais a des feuilles très différentes. *C. prisca* ETTINGH. (Miocène d'Australie) a l'aspect type d'un *Hexacclinis* actuel.

Les rameaux connus sous le nom de *Frenelopsis* SCHENK — (Wealdien-Infracrétacé d'Europe et d'Amérique du Nord) — sont aussi à rapprocher de ces deux genres (CARPENTIER) (fig. 407).

Les *Thuites* d'Australie sont probablement des *Callitris* (FLORIN).

Thuja L. — On attribue à ce genre, aujourd'hui monotype, du Japon, des restes stériles du Tertiaire, mais il n'est pas possible de leur donner une attribution certaine.

Thuja L. — Il y a actuellement 6 espèces de *Th.* habitant l'Asie Orientale et l'Amérique du Nord.

Une espèce américaine, *Th. occidentalis* L., existe à l'état fossile dans le Quaternaire de Weimar en Thuringe (*T. occidentalis* L. var. *Thuringiaca* SCHLECHT.). On a trouvé dans l'ambre oligocène un reste *Th. orientalis* (L.) ENDL. var. *succinea* GOËPP. qu'on peut homologuer avec *Thuja* (*Biota*) *orientalis* actuel.

Beaucoup de rameaux rappelant ceux de *Th.* ont été reconnus dans le Jurassique et sont connus sous le nom de *Thuites*. Selon KRAÜSEL, leur attribution générique est douteuse. Les *Thuites* d'Australie sont probablement des *Callitris* (FLORIN).

Libocedrus ENDL. — Il existe neuf espèces de *L.* distribuées aujourd'hui autour du Pacifique, mais on a trouvé de nombreux restes dans le Tertiaire (Oligo-Miocène) des deux hémisphères. ZEILLER admet que ce genre a existé dès le Crétacé moyen.

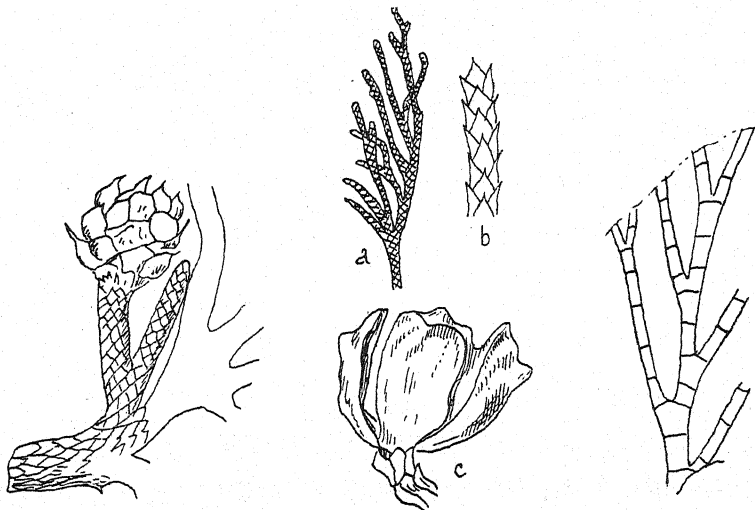


FIG. 405.

FIG. 406.

FIG. 407.

FIG. 405. — *Athrotaxis Unger* HALLE (pris dans SEWARD).

FIG. 406. — *Callitris Brongniarti* ENDL.

a : rameau stérile. — b : rameau stérile grossi. — c : cône
(d'après UNGER, SAPORTA).

FIG. 407. — *Frenelopsis Hoheneggeri*, du Crét. inf. (d'après ZEILLER).

L. prechilensis BERRY, du Tertiaire du Chili, est un *L.* authentique très voisin de *L. chilensis* actuel.

Le *Cupressinoxylon*, du Tertiaire du Chili méridional, est probablement un bois de *Libocedrus* (FLORIN).

Phyllostrobus SAPORTA. — Ce genre, du Kimméridgien, a des cônes rappelant à la fois ceux de *Libocedrus* et de *Callitris*. Les rameaux sont couverts de petites feuilles courtes en écailles.

Cupressus L. — Les Cyprès habitent l'Amérique du Nord, l'Asie et la région méditerranéenne. On en connaît une douzaine d'espèces. Une espèce *C. Dupreziana* CAMUS a été récemment découverte dans le Sahara, où elle est en voie d'extinction et vit dans des conditions de précarité extrême.

On a trouvé, dans l'ambre oligocène, des restes de fleurs ♂ qui sont identiques à celles de *C. sempervirens* L., le Cyprès commun.

Le g. *Cupressites* GOËPP. réunit les restes qui rappellent les Cyprès, mais ne peuvent être identifiés avec certitude (1).

Les bois de Cyprès et de Cupressacées, en général, ont reçu le nom de *Cupressinoxylon* (GOËPP.) GOTH. ; mais tout ce qui a été décrit sous ce nom n'est pas des bois de Cyprès. *C. permienne* LOUB., par exemple, est très doux (FLORIN).

Juniperus L. — Les Genévriers, dont il existe 60-70 espèces, sont tous localisés sur l'hémisphère Nord. Seul, *J. procera*, espèce de grande taille, des hautes montagnes africaines intertropicales, dépasse l'Equateur vers le Sud. Le Genévrier commun (*J. communis* L.) est un des rares arbres communs aux deux Mondes.

Il n'y a pas beaucoup de Genévriers fossiles. La sect. *Sabina*, qui réunit les Genévriers à petites feuilles en écailles, paraît être la plus ancienne et remonter jusqu'au Crétacé moyen.

Le groupe *Oxycedrus*, auquel appartient notre Genévrier commun, serait plus récent (Tertiaire).

J. Hartmannianus GOËPP. et MENGE est un cône ♂ de Genévrier trouvé dans l'ambre oligocène.

De nombreux bois attribués aux Genévriers (*Juniperoxylon* KRAÜSEL) ont été identifiés dans le Miocène ; on en signale jusque dans le Lias.

Palaeocyparis SAP. — Ce genre fossile (Jurassique moyen au Crétacé) a des rameaux étalés dans un plan avec des petites feuilles triangulaires plus ou moins apprimées, décussées ou disposées en hélice. Le cône, qui a été vu chez une seule espèce, est formé d'écailles peltées et décussées. Il n'est pas certain que ce genre soit naturel (fig. 408).

Cyparissidium HEER. — Les *C.* ont vécu du Rhétien (*C. Nilssonianum* NATH.) au Crétacé (*C. gracile* HEER) d'Europe et d'Amérique du Nord jusqu'au Groënland.

Ce sont des Cupressacées à rameaux couverts de petites feuilles apprimées et cônes terminaux formés d'un petit nombre de bractées abritant chacune probablement un seul ovule.

Moriconia DERBEY et ETTINGH. — Ce genre, du Crétacé moyen et sup. d'Europe et d'Amérique du Nord, est caractérisé par des rameaux et ramules aplatis à ramifications pennées, couverts de feuilles latérales apprimées et feuilles faciales tronquées au sommet en arc de cercle (fig. 409).

Widdringtonia ENDL. (*Widdringtonites* ENDL.). — Ce genre, actuellement en Afrique du Sud, n'est connu à l'état fossile que par des rameaux végétatifs couverts de feuilles apprimées, courtes, aiguës, disposées en spires.

(1) SEWARD a proposé le nom de *Cupressinocladus* pour les organes végétatifs fossiles de Cupressacées indéterminables du type *Cupressus*.

Il a été trouvé depuis le Trias (*W. Keuperianus* HEER). Les déterminations sont à revoir, car *W. Keuperianus* a été décrit de Saxe et du Groënland, c'est-à-dire de l'hémisphère septentrional où la flore des Conifères était très différente de celle des régions australes.

**

Pour terminer, signalons quelques genres rapprochés plus ou moins légitimement des Cupressacées : le g. *Paracedroxylon* SINNOTT, bois

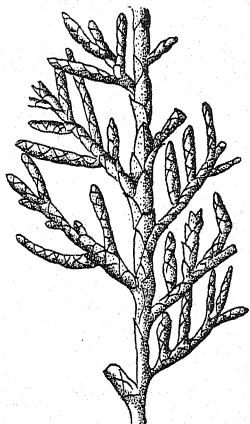


FIG. 408.

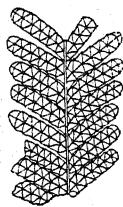


FIG. 409.

FIG. 408. — *Palaeocyparis elegans* SAP., du Kim-méridgien (grand. nat.; d'après SAPORTA).

FIG. 409. — *Moriconia cyclotaxon* DERBEY et ERTINGH., du Cénomanién (2/3 grand. nat.).

crétacés à structure voisine de *Cupressinoxylon* et bois de Podocar-pales.

Retinosporites HOLDEN (1), à feuilles linéaires decurrentes, sans nervure médiane, avec stomates dispersés parfois sur les deux faces, mais surtout sur la face inférieure ; FLORIN a montré que *Retinosporites indica* (OLDH. et MORR.) HOLDEN, du Trias-Jurassique de l'Inde, est une plante voisine d'*Acmopyle*, c'est-à-dire une Podocarpacee.

PODOCARPINÉES

Ce groupe également, ne comprend que 2 familles: les Podocarpacees, can-tonnées sur l'hémisphère austral, et les Cheirolépidadées, toutes fossiles.

Podocarpacees. — GÉNÉRALITÉS. — Les P. sont des végétaux ligneux buissonnants (*Podocarpus alpinus* et *P. nivalis*) ou arborescents (*P. amarus*).

(1) Nom donné en raison de la ressemblance du genre avec *Retinispora* ou *Retinospora* SIEB. et ZUCC., qui désigne des formes de jeunesse de *Chamaecy-paris*.

Les rameaux sont rarement dimorphes. Seul, *Phyllocladus* présente des rameaux longs et des rameaux courts, ces derniers à l'état de cladodes.

Les P. sont presque toutes dioïques. Les espèces monoïques sont rares (*Phyllocladus* sp. pl., *Dacrydium* sp.).

Les cônes ♂ sont linéaires, terminaux (*Podocarpus* sect. *Dacrycarpus*) ou axillaires (*Saxegothaea*, *Podocarpus* sp. pl.), solitaires en épis (*P. spicatus*) ou fasciculés par 2-5. Lorsqu'il y a plusieurs cônes fasciculés, on peut distinguer un cône principal et des cônes latéraux; ces derniers se trouvent à l'aisselle des écailles basales du cône principal. Il y a donc, ici, des sortes d'inflorescences de cônes plus ou moins différenciés.

Les microsporophylles ont la forme d'étamines à filet très court; ils portent deux sporanges fixés sur un limbe très court qui peut disparaître complètement (*P. salignus*).

L'organisation des cônes ♀ a été étudiée page 372). Nous n'ajouterons ici que certains détails. L'appareil ♀ paraît très éloigné du cône typique des Gymnospermes. Chez *Saxegothaea*, *Microcachrys* et *Phyllocladus*, seuls, existe un organe qui le rappelle. Les cônes ♀ sont terminaux (*Microcachrys*, *Dacrydium* sp., *Podocarpus* sp.) ou axillaires (la plupart des *Podocarpus*). L'organisation la plus simple existe chez *P. spicatus* où les cônes sont très lâches, formés de bractées espacées, à l'aisselle de chacune desquelles se trouve un ovule. Le même dispositif existe chez *P. andinus*, mais les bractées inférieures du cône lâche sont stériles.

Ces cônes peuvent être réduits à l'extrême quant au nombre de bractées et d'ovules (*P. ustus*).

Le nucelle est libre ou plus ou moins concrescent avec le tégument suivant les genres.

Les P. comptent actuellement 7 genres : *Pherosphaera* ARCHER (2 espèces buissonnantes de Tasmanie), *Microcachrys* HOOK. (1 esp. de Tasmanie), *Saxegothaea* LINDL. (1 esp. au Chili méridional), *Acmopyle* PILGER (1 espèce en Nouvelle-Calédonie), *Podocarpus* L'HÉRITIER incl. *Dacrydium* SOL. 100 espèces environ, la majorité étant sur l'hémisphère Sud, quelques espèces sont sur l'hémisphère Nord, telles *P. gracilior* PILGER, qui atteint l'Abyssinie; *P. Wallichianus* PRESL., de l'Inde; *P. nagi* (THÜNG.) ZOLL. et MORITZ, du Japon méridional, etc., et *Phyllocladus* RICH. (6 espèces en Australie et îles environnantes).

Parmi ces 7 genres vivants, 5 ont des représentants fossiles : *Saxegothaea*, *Podocarpus-Dacrydium*, *Acmopyle* et *Phyllocladus*. Les genres *Androvettia* HOLL. et JEFF., *Coronelía* FLORIN, ne sont connus qu'à l'état fossile.

LES PODOCARPACÉES FOSSILES. — On ne connaît aucune P. paléozoïque fossile. Les restes mésozoïques de l'hémisphère N. sont tous incertains, mais il n'est pas exclu que certaines P. aient existé dans les continents septentrionaux au Tertiaire; mais les P. sont et étaient essentiellement des végétaux de l'hémisphère austral.

FLORIN a mis en évidence un grand nombre d'erreurs d'attribution. *Archaeopodocarpus germanicus* WEIGELT, du Permien sup. d'Allemagne centrale, est un *Ullmannia* ou peut-être une Ptéridospermée. Les *Podocarpoxylon*, du Mésozoïque de l'hémisphère Nord, ne sont probablement pas des bois de P. Les feuilles attribuées à *Podocarpus* sur l'hémisphère Nord sont en partie de Dicotylédones, en partie d'*Amentotaxus* et de *Cephalotaxus*, etc.

Par ailleurs, certains *Brachyphyllum* de l'hémisphère Sud, *Sphenolepidium*

oregonense HEER (Jur.), certains *Pagiophyllum* et *Elatocladus*, etc..., sont des restes de Podocarpacees.

Saxegothaea LINDL. — Ce genre est connu, dans l'Oligocène de la Terre de Feu, par des restes décrits sous le nom de *Saxegothopsis fulgians* DUSEN, ressemblant à *S. conspicua* actuel.

Podocarpus L'HÉRIT. — La sect. *Eupodocarpus* est connue depuis le Rhétien, la sect. *Polypodiopsis* depuis l'Eocène, la sect. *Stachycarpus*

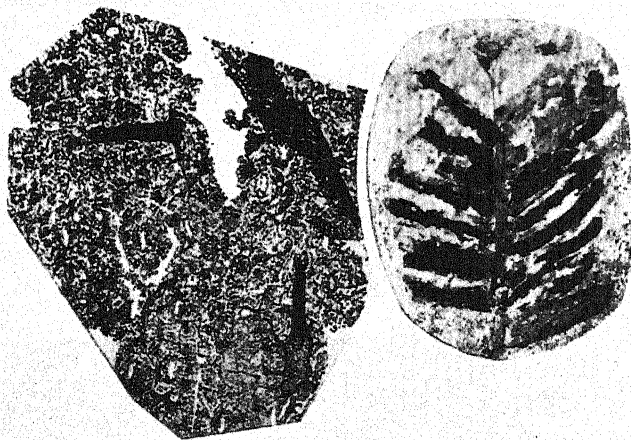


FIG. 410. — *Coronelia Molinae* FLORIN.

A droite : portion d'un rameau feuillé 1/1. — A gauche : épiderme inf. avec poils ($\times 100$).

depuis le Jurassique moyen, la sect. *Dacrycarpus* à partir du Jurassique moyen et peut-être du Rhétien.

P. auraucoensis (BERRY) FLORIN (*Araucaria araucoensis* BERRY, *Sequoia chilensis* ENGL. pp.), *P. inopinatus* FLORIN (*Sequoia chilensis* ENGELH. pp.), les deux de l'Eocène du Chili austral, sont sûrement des *P. Cupressinoxylon latiporosum* CONW., du Crétacé de l'Amérique du Sud, est, selon KRAÜSEL, un bois de *P. Fitzroya Tertiaria* BERRY ; *Distichophyllites microphyllum* DUSEN, du Tertiaire de l'Amérique du Sud, certains *Taxites*, appartiendraient aussi à ce genre (FLORIN).

On range souvent parmi les *P.* fossiles le g. *Nageiopsis* FONTAINE, du Crétacé de l'Amérique du Nord, à feuilles rappelant celles de *Podozamites* (p. 336), mais cette attribution est encore incertaine (1).

(1) Les feuilles de *Nageiopsis* pourraient aussi appartenir à des *Araucariacées* (SEWARD) et au g. *Podozamites* (p. 408).

Le fossile appelé *Sequoia fastigiata* STERNBG., du Crétacé antarctique, est sans doute un *Dacrydium* (FLORIN) et *S. brevifolia* KURTZ (Crét. sup. de Patagonie), un *Podocarpus*.

Beaucoup d'*Elatocladus* sont des *P.* (FLORIN).

Coronelia FLORIN. — Ce genre, de l'Eocène de Coronel, rappelle les *Podocarpus* de la sect. *Eupodocarpus* ENDL., mais en diffère par la forme parti-



FIG. 411.

FIG. 411. — *Acropyle antarctica* FL. ($\times 3,5$; d'après FLORIN).

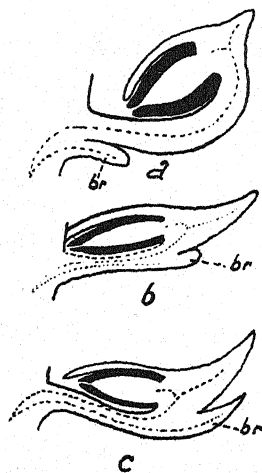


FIG. 412.

FIG. 412. — Cheirolépidacées.

a : *Indostrobus*. — b : *Hirmeriella*. — c : *Cheirolepis*
(coupe schématique du complexe bractée-écaille) (d'après HIRMER).

culière des bases foliaires, le limbe étant brusquement contracté en un pétiole très court et indistinctement décurrent, par les 2 bandes papilleuses de stomates sur la face inférieure accompagnées de poils pluricellulaires, cylindriques, probablement sécréteurs. On n'en connaît qu'une espèce, *C. Molinae* FLORIN (fig. 410).

Phyllocladus RICH. — Le g. *Ph.* (*Phyllocladites*) HEER est connu depuis l'Eocène (Nouvelle-Galles du Sud) par une espèce qui ressemble beaucoup aux espèces encore vivantes (*Ph. asplenioides* ETTINGH.). Appartiennent encore à ce genre : *Palaeocladus cuneiformis* ETTINGH., du Miocène d'Australie, et *Ginkgo-cladus Novae Zeelandiae* ETTINGH., du Tertiaire de Nouvelle-Zélande.

Acropyle PILGER. — Ce genre est endémique de la Nouvelle-Calédonie. Il a été créé pour distinguer une Podocarpacee connue auparavant sous les

noms de *Dacrydium Pancheri* BRONGT. et GRIS ou de *Podocarpus pectinata* PANCHER.

Il compte deux espèces fossiles : *A. antarctica* FLORIN (*Phyllites* sp.), de l'Eocène de l'Antarctique occidental, et *A. Engelhardtii* (BERRY) FLORIN (*Podocarpus Engelhardtii* BERRY), de l'Eocène d'Argentine.

Phyllocladoxylon antarcticum GOTHAN (Eocène de l'Île de Seymour) est probablement un bois d'*A. antarctica*.

Retinosporites indica (OLDH. et MORR.) HOLDEN, du Jurassique et Crétacé inf. de l'Inde, est peut-être un *Acmopyle* très voisin d'*A. Pancheri*.

Les *A.* sont des Podocarpacees voisines de *Podocarpus* et de *Dacrydium*, à feuilles linéaires-lancéolées, décurrentes, légèrement falci-formes (fig. 411).

*
**

Les bois des Podocarpacees ont été décrits sous le nom de *Podocarpoxyylon* GOTH. ou *Phyllocladoxylon* GOTH., *Mesembryoxyylon* SEW., *Glyptostrobus Gæperti* CONW., etc. On en trouve dès le Jurassique, mais seuls les bois plus récents, tels ceux du Tertiaire, peuvent être déterminés avec précision. Les bois de *P.*, de l'hémisphère N., mésozoïques, sont tous suspects.

Pour terminer, indiquons que certains *Palissya* (*P. australis* MC COY, du Jurassique d'Australie), *Cycadites* (*C. microphylla* R. M. JOHNST.), *Elatocladus* (les espèces jurassiques de la Terre de Feu), *Podozamites* (*P. Barklyi* MC COY, du Jurassique d'Australie), sont des Podocarpacees (FLORIN).

Cheirolépidacées. — Cette famille est voisine des Podocarpacees par son *épimatium* entourant plus ou moins complètement les ovules; mais les cônes ♀ sont cylindriques, formés d'écaillés assez rapprochées. Dans les cas extrêmes, la graine devient tout à fait « angiosperme ». Un seul ovule par écaille, sur deux arrive à maturité.

Les fleurs ♂ ressemblaient à celles de l'If.

Les Cheirolépidacées ont vécu du Jurassique inf., au Tertiaire. On a décrit plusieurs genres : *Cheirolepis* SCHIMP., *Hirmeriella* HOERH., *Takliostrobus* SAHNI, *Indostrobus* SAHNI et *Microcheiris* HARRIS (fig. 412). Ce dernier a 5 ovules par bractée.

Les g. *Palissya* (voir p. 404) et *Stachyotaxus* NATH. (Rhétien-Lias) seraient apparentés aux Ch.

ARAUCARINÉES

Ce groupe comprend une seule famille, les *Araucariacées*, composée de deux genres vivants : *Araucaria* JUSS. et *Agathis* SALISB. (*Dammara* RUMPH.).

Araucariacées. — GÉNÉRALITÉS. — Pendant longtemps on a cru les Araucariacées très anciennes; mais on sait aujourd'hui que les restes

certaines ne remontent pas plus haut que le Jurassique. Déjà pour le Trias, l'existence de la famille est douteuse. Les restes ligneux paléozoïques attribués à cette famille ont appartenu à d'autres plantes à ovules, en particulier aux Préphanérogames (Cordaïtales). La famille était à l'apogée au Jurassique-Crétacé. Elle est née sur l'hémisphère Sud, puis s'est étendue sur l'hémisphère septentrional et a été refoulée sur l'hémisphère Sud au tertiaire moyen.

Les Araucariacées sont habituellement dioïques.

Les sporophylles ♂ sont peltés et portent 5-19 sporanges linéaires, plus ou moins allongés, fixés sur la face inférieure de la partie terminale dilatée (fig. 395, c).

Les organes reproducteurs ♀ sont en cônes souvent gros (1).

Le nucelle des A. est libre et forme, comme chez beaucoup d'ovules paléozoïques, une sorte d'excroissance micropylaire stigmatiforme (fig. 433).

Anatomiquement, les A. sont caractérisées par une moelle relativement abondante pour des Conifères.

Le bois a des aréoles serrées sur plusieurs rangées alternes longitudinales, ce qui leur donne le contour hexagonal typique des A., mais qui existe aussi chez les Cordaïtales. Les rayons médullaires sont généralement larges d'une seule cellule et hauts de sept à vingt (max. : 26).

L'émission des traces foliaires par la tige a lieu avec production d'une brèche foliaire. Contrairement à ce qui se passe chez les autres Conifères, les traces foliaires continuent à s'allonger même après la chute des feuilles et suivent ainsi l'épaississement des tiges. Elles sont donc persistantes. Chez *Araucaria*, les traces foliaires sont simples pendant tout leur trajet à travers le bois et se divisent seulement dans l'écorce; chez *Agathis*, par contre, la trace foliaire est double dès son point de départ périmédullaire, ce qui rappelle les Cordaïtales.

Les racines des A. n'ont pas de poils absorbants. Elles sont toujours diarches.

LES ARAUCARIACÉES FOSSILES. — On ne connaît aucune A. paléozoïque. Tous les restes décrits jusqu'à ce jour appartiennent à d'autres groupes. Les témoins irrécusables ne sont pas plus anciens que le Jurassique. Beaucoup d'*Araucarites* n'ont rien de commun avec les A.

Le g. *Araucaria* se décompose en 2 sections : La sect. *Eutacta* existe certainement depuis le Jurassique inf. ; elle est d'origine australe. La sect. *Colymbaea*, australe aussi, date du Jurassique moyen.

L'histoire du g. *Agathis* est encore très mal connue. On a des indices de son existence depuis le Jurassique, mais les fossiles ne permettent pas une détermination sûre. Il est connu au Crétacé. Il ne semble pas que ce genre, austral comme le précédent, ait passé sur l'hémisphère Nord.

Le g. *Ontheodendron* SAHNI et RAO réunit des bois et écailles sans ligules supposés appartenir aux A. Il est du Jurassique (Inde), du

(1) Les cônes d'*A. Bidwelli* peuvent atteindre 30 cm. de diamètre.

Trias de Kuznetsk (Sibérie) et du Rhétien arctique. D'autres bois ont reçu les noms d'*Araucarioxylon*, *Dadoxylon*, *Agathoxylon*. Certains *Taxites*, *Podozamites*, sont des A.

*
**

Parmi les genres et espèces fossiles à rapprocher, jusqu'à nouvel ordre, des *Araucariacées*, nous citerons :

Pseudo-araucaria FLICHE, du Crétacé inf. de l'Argonne, à cônes rappelant à la fois ceux d'*Araucaria* et de Cèdre; deux graines par écaille. Selon



FIG. 413.

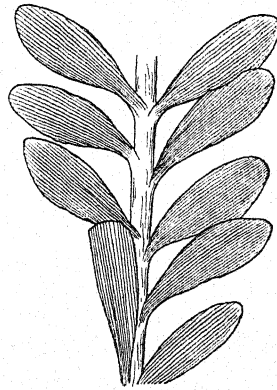


FIG. 414.

FIG. 413. — *Doliostrobus Sternbergi* MARION, de l'Oligocène (grand. nat.; pris dans ZEILLER).

FIG. 414. — *Albertia Braunii* SCHIMPER et MOUGEOT, du Trias (1/3 grand. nat.; pris dans ZEILLER).

FLICHE, cette organisation est intermédiaire entre celle des Pinacées et des A. *Elatides* HEER., Conifères du Rhétien, à feuilles d'*Araucaria excelsa* ou d'A. *Cunninghami*, et cônes ressemblant à ceux de *Picea*.

Pagiophyllum HEER. Ce genre compte en partie des restes d'A. à feuillage d'A. *excelsa*. Les cônes sont petits, araucarioides, à écailles monospermes.

Pararaucaria WIEL., du Crétacé de Patagonie (*P. patagonica* WIEL.), a à la fois des caractères abiétiens et araucariens, à petits cônes étroits.

Proaraucaria (*P. mirabilis* SPEG.) WIEL. = *Araucaria* sect. *Colymbaea* (FLORIN). C'est une A. à écailles d'*Araucaria excelsa* et feuillage de *Colymbaea* (Crétacé).

Desmiophyllum indicum SAHNI, du Trias-Jurassique inf. de l'Inde.

Certains *Brachyphyllum* de l'hémisphère Nord paraissent aussi devoir être rattachés aux A. et certains *Araucarites* sont de vrais *Araucaria*.

On a décrit, sous le nom de *Conites Juddi* SEW. et BANCROFT, du Jurassique sup., des cônes composés d'écailles rappelant celles d'*Agathis* par la graine

libre, et, par la ligule, d'*Araucaria*. Enfin, l'anatomie a des traits de *Cunninghamia*.

Un autre genre qu'on peut rapprocher d'*Agathis* est le g. *Doliosirobros* MARION (fig. 413), de l'Oligocène : rameaux garnis de feuilles aciculaires larges étalées ou appliquées contre l'axe; cônes composés d'écaillés portant chacune une graine unique, libre et munie d'une aile latérale, comme chez *Agathis*.

Le g. *Albertia* SCHIMPER et MOUGEOT : rameaux stériles (fig. 414) rappelant à la fois ceux de certains *Araucaria* (sect. *Colymbaea*) et ceux d'*Agathis*.

A. australis Mc COY, du Jurassique d'Australie, est à séparer des *A. nordiques* (FLORIN).

Planoxylon STOPES. Bois à la fois araucarioïdes et abiétinoïdes d'affinités inconnues. — Lias-Crétacé.

TAXINÉES

Cet ordre compte 2 familles peu nombreuses : les Taxacées et les Céphalo-taxacées.

Taxacées. — GÉNÉRALITÉS. — Cette famille a trois genres vivants : *Taxus* L. (If) (une espèce polymorphe sur l'hémisphère Nord), *Torreya* ARN. (5 espèces en Extrême-Orient, Californie et Floride) et *Austrotaxus* COMPT. (1 espèce en Nouvelle-Calédonie).

Les Taxacées sont des arbres à feuilles aciculaires distiques, dioïques, exceptionnellement monoïques (*Taxus canadensis*).

Les organes ♂ de *Taxus*, axillaires et solitaires, sont formés d'étamines peltées ayant, à leur extrémité dilatée, 6-8 sacs polliniques rayonnants et émergeant d'une petite collerette de bractées blanches simulant un périanthe.

Chez *Torreya*, les étamines sont disposées en verticilles alternants de 4, primitivement peltées, comme chez *Taxus* ; mais les sporanges qui sont du côté de l'axe portant l'arbuscule ♂ avortent, de sorte qu'il en résulte des étamines zygomorphes (fig. 395, b).

Chez *Austrotaxus*, les organes ♂ sont des épis axillaires.

L'organisation de la fleur ♀ a été étudiée page 376. Le trait caractéristique est la présence d'un arille.

LES TAXACÉES FOSSILES. — Le g. *Taxus* n'est connu avec certitude que depuis le Tertiaire. *T. grandis* (STEG.) KRAÜS, est très voisin de l'If ordinaire actuel. Celui-ci (*T. baccata* L.) a été trouvé dans le Quaternaire.

Les restes décrits sous le nom de *Taxites* BRONGR., et que l'on rencontre depuis le Rhétien, forment un genre collectif pour des rameaux à aiguilles dans un seul plan qui groupe un grand nombre de restes très différents d'origine. On y a déjà reconnu des Lycopodiales, Araucariacées, Podocarpacees, etc.

Le g. *Torreya* est signalé depuis le Crétacé inf. (Groënland) (*T. Dicksoniana* HERR, *T. parvifolia* HEER). Au Miocène de la même région, on signale *T. borealis* HEER). Ces végétaux sont sûrement des Taxacées,

mais l'attribution générique est encore un peu douteuse. SEWARD crée donc pour eux le g. *Torreyites*.

Par contre, *T. nucifera* (L.) SIEB et ZUCC., espèce actuelle du Japon, a été reconnu dans le Pliocène de Francfort. Une espèce très voisine est *T. miocenica* KRAÜS., du Miocène de Silésie (1).

Parmi les genres de Taxacées exclusivement fossiles, nous signalons le g. *Vesquia* C. E. BERTR. (*V. Tournaisii* BERTR.), connu à l'état de graines du Crétacé inf. de Tournai, à caractères anatomiques intermédiaires entre *Taxus* et *Torreya*, et le g. *Tumion* (*T. carolinianum* BERRY), du Crétacé moyen de l'Amérique du Nord. Ce dernier est à rapprocher de *Torreya*.

Selon SEWARD, *Cephalotaxopsis magnifolia* FONTAINE, du Crétacé d'Amérique du Nord, est, par la structure de ses feuilles, plus près de *Torreya* que de *Cephalotaxus*.

Les bois de Taxacées sont connus sous le nom de *Taxoxylon* KRAÜS.

Céphalotaxacées. — Cette petite famille n'a qu'un genre : *Cephalotaxus* SIEB. et ZUCC., avec 5 espèces en Asie Orientale, et *Amentotaxus* PILGER, avec 1 espèce en Chine occidentale (2).

Ce sont des arbres qui ressemblent aux Ifs, mais dont les fleurs ♂ sont glomérulées à l'aisselle de feuilles végétatives (*Cephalotaxus*) ou en épi à la place de rameaux (*Amentotaxus*). Les fleurs ♀ sont des petits cônes pédonculés axillaires à bractées décussées, à l'aisselle de chacune desquelles il y a deux ovules.

Les C. fossiles sont peu abondantes. Elles ont été décrites sous les noms de *Cephalotaxospermum* (Crétacé de l'Amérique du Nord) et *Cephalotaxites* (Eocène et Miocène d'Europe). Ces genres, surtout le dernier, diffèrent peu des *Cephalotaxus* vivants.

Pour le g. *Cephalotaxopsis*, voir plus haut.

Le g. *Amentotaxus* a été trouvé dans les dépôts miocènes d'Europe occidentale. L'espèce fossile (*A. Florini* KRAÜS.) est très voisine de la vivante, *A. argotaenia* (HANCE) PILGER. *Podocarpus Campbelli* (GARDNER) FLORIN, de l'Eocène-Miocène d'Europe, est aussi un *A.*

3. — CONIFÈRES FOSSILES DE POSITION SYSTÉMATIQUE INCONNUE

Un certain nombre de C. complètement éteints ont des caractères qui leur confèrent une place isolée dans l'ensemble des types actuellement connus.

(1) Le *T. nucifera*, du Pliocène sup. du Cantal (BOULE), est un fragment d'*Abies Ramesi* (cf. LAURENT).

(2) Le g. *Amentotaxus* est maintenant considéré comme le type d'une famille spéciale, les Amentotaxacées.

Palissya ENDL. — Ce genre a des caractères qui rappellent les *Dacrydium* et les *Cunninghamia*. *P. sphenolepis* (BRAUN) NATH. date du Rhétien d'Europe. Certains *P.* (*P. australis* M. COY) sont effectivement des Podocarpacees (FLORIN).

Ce genre est caractérisé par ses gros rameaux verticillés, ses feuilles uninnervées dimorphes, les unes linéaires courtes, falciformes, decurrentes, les autres linéaires lancéolées, plus ou moins tendues à la base et étalées latéralement. Cônes ♂ cylindriques portant de nombreux sporophylles. Cônes ♀ terminaux lâches, formés de nombreuses écailles étalées, acuminées, à base atténuée en pétiole à dos caréné, et sur le bord 10-12 ovules (graines) entourés d'une cupule rappelant celle de *Dacrydium* (fig. 415).



FIG. 415.

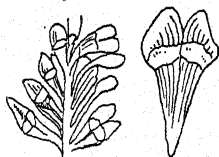


FIG. 416.

FIG. 415. — Feuille ovulifère de *Palissya sphenolepis*, vue de profil (d'après NATHORST).

FIG. 416. — *Schizolepis Braunii* (d'après SCHENK).

FIG. 417. — *Raritanian gracilis* NEWB., du Crétacé (d'après HOLL et JEFFREY).

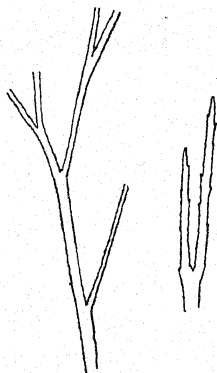


FIG. 417.

Ce genre est peut-être à rapprocher des Cheirolépidadées.

Androvettia HOLL. et JEFFR. — Ce genre est connu par plusieurs espèces crétacées de l'Amérique du Nord; ce sont des plantes à port de *Phyllocladus*.

Entomolepis SAPORTA. — Connue à l'état de cônes de l'Oligocène d'Armissan, près Narbonne. Les cônes rappellent ceux de *Pseudotsuga*, mais l'écaille ovulifère est appendiculée.

Le type est *E. cynarocephala* SAP. Les affinités du genre sont encore inconnues.

Des cônes très semblables ont reçu le nom de *Crossolepis* FLICHE (*C. Perroti* FLICHE : Oligocène des Alpes françaises).

Schizolepis FR. BRAUN. — Les *Sch.* (quelques espèces dans le Rhétien et le Jurassique sup.) (fig. 416) sont des Conifères à feuilles linéaires densément insérées sur les rameaux courts et longs. Les cônes sont cylindriques, lâches avec des écailles profondément bifides ou trifides, et biovulées ou trifides et triovulées. Ce genre est encore très énigmatique.

Brachyphyllum BRONGT. — Ce genre, tel qu'il a été défini par BRONGNIART est très hétérogène. C'est un genre de formes groupant surtout des Coni-

fières à rameaux ramifiés en penne, avec des feuilles plus ou moins densément insérées en spires, triangulaires ou rhomboïdales et trigones, décurren-tes et souvent bossues.

On a reconnu que certains *Br.* appartenaient à des Araucariacées, au g. *Walkomiella*, à des Cupressacées, etc.

Elatocladus HALLE. — Genre collectif artificiel de formes du Jurassique-Crétacé groupant des rameaux de Conifères. Certains E. ont été reconnus appartenir aux Podocarpacees; d'autres (du Jurass. d'Argentine) ressemblent aux *Paranocladus* FLORIN.

Cycloptys SCHMALH. — On en connaît seulement des rameaux stériles, avec des verticilles de 2-6 ou de 10-12 feuilles linéaires atténuées au sommet (Permien-Jurassique). ZEILLER a exprimé l'opinion que ces végétaux sont des Articulées.

Plutonia VEL. — Ce Conifère, du Cénomaniien de Bohême (*P. cretacea* VEL.), a des rameaux feuillés évoquant ceux du Sapin, et des cônes rappelant ceux de *Tsuga*.

Raritania HOLL. et JEFFR. — Ce genre, du Crétacé de l'Amérique du Nord (*R. gracilis* [NEUBERG] HOLL. et JEFFR.), est curieux par ses rameaux dichotomes fins et ses feuilles en forme d'épines, minuscules à peine visibles (fig. 417).

Planoxylon (*P. Hectori* STOPES), du Crét. sup. — Bois à caractères mixtes d'*Araucaria* et d'*Abies* d'affinités inconnues. Le bois décrit par SAHNI sous le nom de *Cupressinoxylon Walkomi* (Jurass. d'Australie) a ces mêmes caractères.

4. — VUE D'ENSEMBLE SUR LES CONIFÉRALES ET LES GYMNOSPERMES EN GÉNÉRAL

Les recherches récentes de paléobotanique (FLORIN) et de morphologie ontogénique (HAGERUP) ont résolu le difficile problème, si controversé, de la structure du cône des Conifères.

Le cône, en utilisant la terminologie courante, est une inflorescence, parce qu'il représente non un axe simple, mais un système d'axes. Une seule exception est connue, celle des *Taxus*, mais le cas des *Juniperus* (voir p. 374-375) permet d'interpréter l'appareil ♀ des Ifs également comme une inflorescence, mais réduite à ses éléments morphologiques directement insérés sur l'axe principal, comme chez *Juniperus communis* (fig. 390, C). Nous saisissons, chez les Conifères, tous les termes de passage entre l'inflorescence et la fleur : *Pinus*, *Juniperus Sabina*, *J. chinensis*, *J. communis*, *J. virginiana* ou *Taxus*. La comparaison des figures 390 et 393, est suggestive. Nul doute qu'un type de « fleurs » des Angiospermes soit issu d'un tel mécanisme réductionnel

ou de contraction morphologique. Il en sera encore question plus loin (pp. 427 et suiv.).

Chez les Ginkgoales, nous avons vu l'ébauche de l'organisation du cône. Les rameaux courts ♀ sont homologues de cônes dont la bractée serait encore feuille et l'axe secondaire allongé et portant 2 sporophylles. Plus bas, dans l'échelle végétale, l'appareil ♀ des Cordaïtales est composé d'axes allongés portant des bractées, comparables à l'axe et aux bractées du cône, à l'aisselle desquelles il y a des axes secondaires, courts, densément feuillés, ressemblant à des chatons ou des capitules (fig. 331, 332). Ceux-ci sont homologues des axes secondaires feuillés de *Lebachia* ou du pédoncule ovulifère de *Ginkgo*. Ainsi l'axe

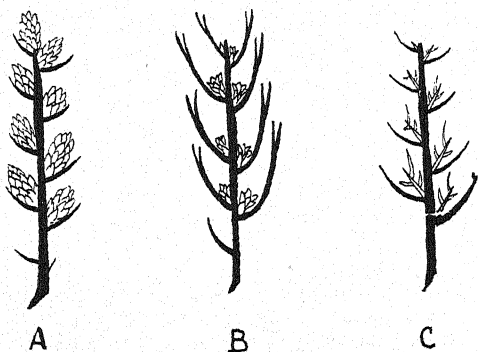


FIG. 418. — Rapports entre l'inflorescence des Cordaïtes et le cône des Conifères.

A : Cordaïtes.

B : cône de *Lebachia*.

C : cône de *Pinus*.

On remarque la réduction de plus en plus grande des axes secondaires.

à chatons des Cordaïtales est un cône très lâche dont les « écailles » seraient multifoliées (fig. 418).

Au cours des temps, les axes secondaires (écailles) des chatons de Cordaïtales ont été le siège de modifications profondes par des réductions numériques des feuilles, des fusions, des contractions morphologiques, des développements inégaux des feuilles fertiles et stériles, des distributions variées des feuilles fertiles et stériles sur l'axe secondaire, des renversements des ovules, des aplatissements, etc., aboutissant finalement à la formation de l'« écaille ».

Dans le cas extrême (Araucarinées, *Athrotaxis*), l'axe secondaire peut fusionner complètement avec la bractée et constituer ainsi une feuille qui rappelle le « sporophylle » des Lycopodiniées. Il y a là plus qu'une analogie, car le sporophylle des Lycopodiniées est, lui aussi, à l'origine, un organe double, issu de la fusion d'un axe (sporange) homologue de l'écaille avec une feuille (voir p. 171). Mais, chez les Lycopodiniées, l'axe-sporange est simple; il est plus complexe chez les Conifères. Cette comparaison superficielle avec les Lycopodiniées est la raison pour laquelle les Araucarinées ont toujours été considérées comme les Conifères les plus archaïques. Or, il est clair que, par rapport au cône, ces Conifères sont, au contraire, très évoluées,

comme les Lycopodes actuels sont évolués par rapport à leurs ancêtres.

Les chatons ♂ des Cordaïtales et des Conifères sont également homologues, comme le sont les cônes ♀.

Les lignes qui précèdent indiquent que les Conifères doivent avoir avec les Cordaïtales des liens phylétiques étroits; mais leurs affinités sont si nombreuses que l'origine de leur phylum doit remonter à une époque où les Cordaïtales étaient très primitives et avaient elles-mêmes encore de très nombreux points communs avec les autres lignées issues des Psilophytinées. On ne peut s'expliquer autrement certains traits des Conifères qui rappellent les Cladoxylales, les Fougères primitives, les Sphénophyllales, les Lycopodiales et les Ptéridospermées, c'est-à-dire les groupes majeurs issus directement des Psilophytinées.

L'origine des Conifères est donc très vraisemblablement à rechercher chez les Cordaïtales; celles-ci sont, vis-à-vis des Conifères, ce que les Ptéridospermées sont vis-à-vis des Cycadales. Le trait vraiment essentiel, qui seul sépare l'ensemble des Conifères des Cordaïtales, est la graine, comme celle-ci sépare aussi les Cycadales des Ptéridospermées. Du moment que l'ovule était réalisé, les Cordaïtales avaient tout ce qui était nécessaire pour engendrer les Conifères, comme les Ptéridospermées ont alors facilement pu émettre le rameau des Cycadophytes.

La date d'apparition des Conifères — le Westphalien — mérite d'être retenue, car elle concorde avec celle de l'épanouissement maximal des Cordaïtales.

La grande diversité qui se manifeste à tous les égards chez les Conifères prouve que ces végétaux ne sont pas monophylétiques, mais polyphylétiques, qu'ils sont issus de plusieurs souches de Cordaïtales. La variété du corps végétatif est à cet égard très suggestive; il suffit de penser aux Taxacées, aux Podocarpacees, aux Pinacées, aux Araucariacées, de formes aussi variées que les Cordaïtales. Les réactions sérologiques sont en faveur de l'hypothèse polyphylétique. Les Araucariacées, par exemple, paraissent sans affinités avec les Pinacées.

**

En ce qui concerne l'ensemble des Gymnospermes, on peut penser que ce groupe a lui-même une origine au moins biphylétique: les Ptéridospermées ont engendré les Cycadales et les Bennetttales, et les Cordaïtales, les Conifères. Seule l'origine des Ginkgoales paraît incertaine.

La paléogéographie des Conifères met en évidence un certain nombre de faits très intéressants. Elle prouve l'existence des 2 grands territoires floristiques qui occupaient, à la fin du Carbonifère, l'un l'hémisphère septentrional, l'autre l'hémisphère austral. Pas un seul

genre de Conifères n'était commun aux 2 blocs continentaux. Quelques genres, tels *Voltziopsis*, ont seulement des affinités, d'ailleurs encore à préciser, avec les genres septentrionaux. La première flore de Conifères doit donc remonter au Westphalien (FLORIN).

Dès l'origine, au Paléozoïque, l'hémisphère Nord est plus riche en Conifères que l'hémisphère austral. *Walkomiella australis* est le seul Conifère gondwanien connu à ce jour sur le continent australien, les *Dadoxylon*, dans cette partie du globe, n'étant sans doute pas de nature coniférienne. La flore à *Glossopteris* de l'Amérique du Sud ne contient que 2 genres de Conifères : *Buriadia heterophylla* FLORIN, jadis confondu avec *Voltzia heterophylla*, et *Paranocladus* L. Sur l'hémisphère N., par contre, la flore des Conifères paléozoïques était riche de nombreux genres : *Lebachia*, *Ernestiodendron*, *Paleotaxites*, *Carpentieria*, *Lecrosia*, *Voltzia*, *Ullmannia*, etc.

Les différences floristiques entre les deux hémisphères se sont maintenues à travers tous les temps, chacun des 2 groupes géographiques se diversifiant et accentuant ainsi l'opposition floristique entre les terres boréales et australes. Sur l'hémisphère Sud, l'Antarctique a été un foyer de diversification très important.

Sont spécifiquement septentrionales : les Taxacées (1), les Taxodiacées (sauf *Athrotaxis*), Pinacées, Céphalotaxacées.

Sont spécifiquement australes : les Podocarpacees et Araucariacées.

Il y a eu, au cours des temps, des migrations et des échanges d'éléments floristiques qui expliquent l'existence du genre *Libocedrus* au Chili, celle des Araucariacées sur l'hémisphère Nord; mais les genres communs aux deux hémisphères ont toujours été peu nombreux.

L'existence de certains groupes sur les 2 hémisphères prouve, dans certains cas, un développement parallèle aux dépens d'une souche commune. Les Taxodiacées, par exemple, comptent le g. *Athrotaxis* dont on ne connaît aucun représentant vivant ou fossile sur l'hémisphère Nord. Or, ce genre est si nettement différent des Taxodiacées nordiques, qu'on peut admettre qu'il n'a toujours existé que sur l'hémisphère Sud et représente le rameau austral de la famille.

D. — GYMNOSPERMES DE POSITION SYSTÉMATIQUE INCONNUE

Podozamites BRAUN. — Ce genre (fig. 419), du Rhétien-Crétacé sup., par ses grandes frondes pennées à pennes alternes lancéolées ou ovales, à fine nervation, ressemble beaucoup au g. *Zamites*; aussi a-t-il longtemps été

(1) *Taxus* et *Torreya* ont cependant été trouvés à l'état fossile dans le Jurassique de l'Inde gondwanienne.

considéré comme cycadéen, jusqu'au jour où l'on découvrit, dans le Rhétien, des restes plus complets qui ont permis d'entrevoir une affinité avec les Conifères (1).

NATHORST, HARRIS, mirent en évidence que les fossiles appelés *Cycadocarpidium* sont les sporophylles d'un cône et appartiennent aux organes végétatifs appelés *P.* (fig. 420). Les écailles de ces cônes rappellent beaucoup ceux des Cycadales. Certains *Allicospermum* en sont les graines (2).

SEWARD, SCHUSTER, HARRIS, pensent aussi que ce genre représente un Conifère; mais, selon PILGER, les affinités cycadéennes l'emportent sur les autres.

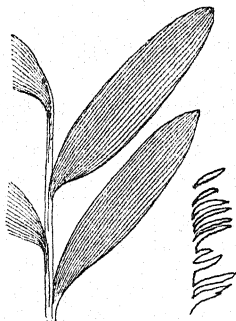


FIG. 419.

FIG. 419. — *Podozamites distans* PRESL., du Rhétien (2/3 grand. nat.; pris dans ZEILLER).

FIG. 420. — *Cycadocarpidium Erdmanni* NATH. (reconstitution) et feuille ovulifère (en haut, à droite). *C. Swabii* (en bas, à droite) (pris dans SEWARD).

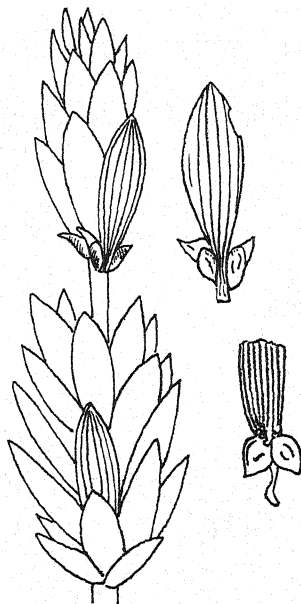


FIG. 420.

sans toutefois permettre de ranger ce genre franchement parmi les Cycadales. HARRIS pense que des formes étroites de *P.* sont le feuillage de *Swedenborgia* (Conifère). Les g. *Sphaerostrobis* HARRIS et, peut-être, *Ixostrobus* RACIB., sont des organes ♂ de *P.*

II. — CHLAMYDOSPERMES (GNÉTALES AUCT. PLUR.)

Ce groupe comprend les Ephédracées, Gnétacées et Welwitschiacées.

On trouvera dans les mémoires de LIGNIER et TISON (1912), et celui d'HAGERUP (1934), une mise au point complète de l'état de nos connaissances sur les Ch. et de l'abondante bibliographie de ces végétaux.

(1) Tout ce que l'on a décrit comme *P.* n'appartient pas à ce genre. On y avait inclus des feuilles d'Araucariacées et de Podocarpacees.

(2) Ce nom a aussi été donné à des graines de Ginkgoales et de Cycadales.

Ces végétaux, très isolés dans le monde actuel, à affinités tant discutées, à la fois Gymnospermes et Angiospermes, n'ont laissé que des traces insignifiantes et plus ou moins douteuses, malgré leur haute ancienneté probable (1). Ces restes ne donnent aucune indication sur l'origine de ces plantes.

On a décrit, du Pliocène de Renver, une inflorescence ♂ de *Gnetum scandens* ROXB. var. *robustum*, mais un certain doute plane même sur ce reste. Le g. *Ephedra* a été reconnu dans le Pliocène de Californie. Aucune détermination de Welwitschiacée fossile n'a été confirmée.

Selon SEWARD, il conviendrait d'analyser très attentivement les restes de feuilles attribués aux Angiospermes dans les dépôts les plus anciens de ces végétaux. L'étude détaillée de la nervation et des épidermes d'après les techniques modernes pourrait révéler des surprises.

CARACTÈRES GÉNÉRAUX DES ORGANES VÉGÉTATIFS ET FLORAUX

Les Ch. ont des feuilles opposées. L'anatomie du bois est typiquement celle de Gymnospermes; mais les trachéides aréolés communiquent souvent entre eux et ont une tendance très nette à devenir vaisseaux parfaits d'Angiospermes. Le bois est accompagné de fibres ligneuses.

La structure mésarche est rare, mais elle existe encore dans la plantule de *Welwitschia* et les bractées d'inflorescence d'*Ephedra altissima* (WORSDELL). On rencontre aussi, çà et là, des inversions stélaires, comme chez les Médullosacées, Cycadales, Ginkgoales.

Ephedra a des traces foliaires doubles, comme les Cordaitacées, Ginkgoales, Cycadales, alors que, chez les autres Chlamydospermes, ces traces sont simples.

Les bractées-mères de *Welwitschia* ont une nervation dichotomique (LIGNIER et TISON).

Les Ch. n'ont pas de canaux sécréteurs.

Ces végétaux sont en principe dioïques, mais on observe aussi des inflorescences mixtes; chez *Welwitschia*, il y a des fleurs hermaphrodites, au moins morphologiquement.

Les fleurs sont groupées en chatons plus ou moins allongés ou même en des sortes de cônes (*Welwitschia*).

Ephedra. — La fleur ♂ (*E. distachya* et *E. likiangensis* FLORIN) (fig. 421, 422) se développe à l'aisselle d'une bractée-mère (*br*), sur un axe très court (*A2*) et de développement très restreint. Cet axe porte, dans l'ordre, deux préfeuilles (α et β), puis une troisième feuille qui est l'étamine (3) plus ou moins ramifiée par dédoublement, recouvrant presque complètement le sommet de l'axe, et une quatrième feuille stérile (4). Les deux préfeuilles

(1) RENAULT, SOLMS-LAUBACH, font remonter l'existence probable des Ch. au Carbonifère.

et la feuille stérile constituent ce qu'on a coutume d'appeler le « périanthe » de ces fleurs. L'homologie entre cette organisation et celle d'un bourgeon axillaire stérile est complète (fig. 422, f).

La fleur ♀ (fig. 423) est également sur un axe secondaire (A2). Deux pré-

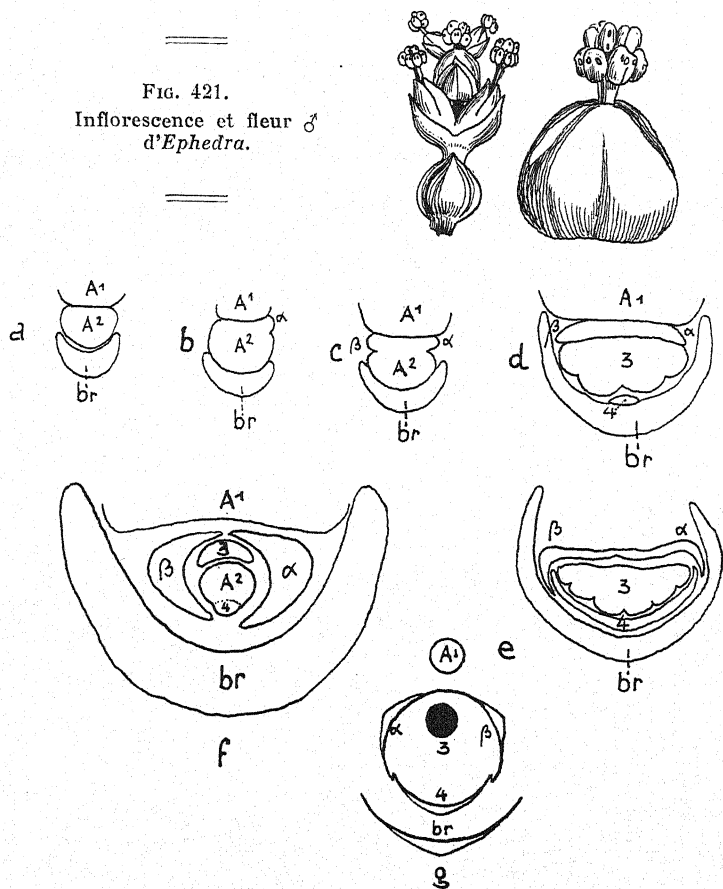


FIG. 422. — *Ephedra distachya*.

a-e : développement de la fleur ♂. — f : bourgeon axillaire,
g : diagramme de la fleur ♂ (d'après HAGERUP).

feuilles (α et β) s'en détachent; elles s'accroissent latéralement et finissent par entourer complètement l'axe secondaire. Ce sera le périanthe de la fleur. L'axe formera encore une feuille du côté dorsal (3); elle est le tégument à ouverture oblique. La feuille 4, homologue de celle opposée à l'étamine dans la fleur ♂, n'est pas développée dans la fleur ♀. Le tégument est très étiré, comme chez *Trigonocarpus* (Ptéridospermées) et les *Corystospermacées*.

Le tégument est, comme toujours, homologue du macrosporophylle des Sélaginelles; l'obliquité du micropyle trahit la nature du tégument.

Chez *E. campylopoda*, il existerait une double fécondation homologue de celle des Angiospermes (HERZFELD) (1).

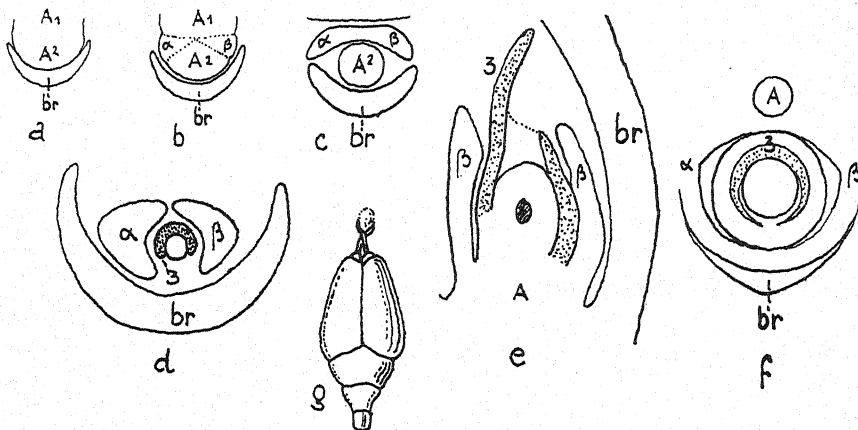


FIG. 423. — Fleur ♀ d'*Ephedra distachya*.

a-e : développement de la fleur. — f : diagramme de la fleur ♀.
g : fleur ♀ (d'après HAGERUP).

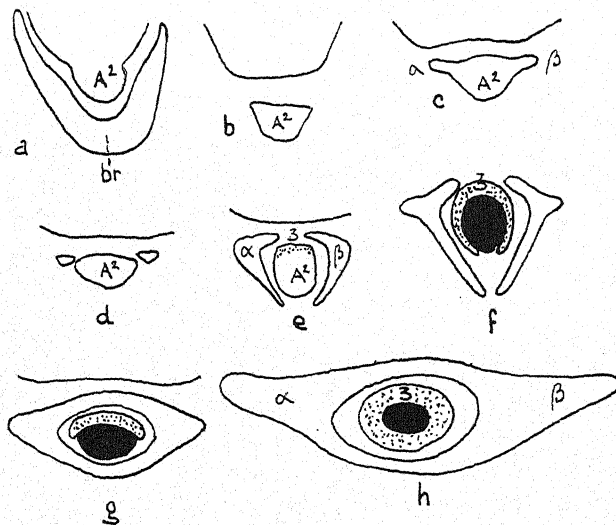


FIG. 424. — Développement de la fleur ♀ de *Welwitschia mirabilis* (d'après HAGERUP).

Welwitschia. — La fleur ♀ unisexuée (fig. 424) se développe exactement comme celle d'*Ephedra*; les préfeuilles, en devenant concrescentes, entourent complètement l'ovule et constitueront les ailes de la graine.

(1) Cit. CHADEFAUD, *Revue scientifique*, février 1941, p. 120.

L'étude de la vascularisation semble indiquer que l'axe floral actuel des *W.* est une forme réduite et qu'il était plus long (LIGNIER et TISON).

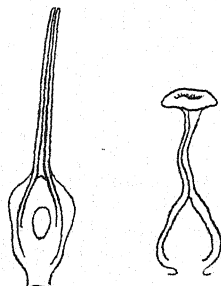
Dans les fleurs hermaphrodites, le tégument forme un micropyle terminé par une sorte de stigmate (fig. 425).

FIG. 425.

Dimorphisme floral
de *Welwitschia*.

A gauche : ovaire d'une fleur uni-
sexuée.

A droite : ovaire d'une fleur her-
maphrodite
(d'après LIGNIER et TISON).



La fleur ♂ de *W.* a une structure plus compliquée que celle d'*Ephedra*. Les figures suivantes (fig. 426) en schématisent le développement.

La fleur est un axe secondaire sur lequel apparaissent les préfeuilles α et β , ainsi qu'une troisième feuille, stérile, homologue de l'étamine d'*Ephe-*

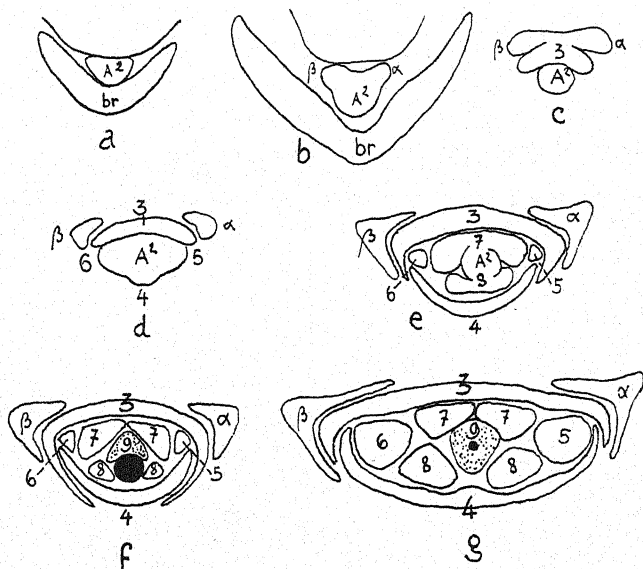


FIG. 426. — Développement de la fleur ♂ de *Welwitschia mirabilis*
(d'après HAGERUP).

dra ou du tégument, puis encore 5 feuilles (4-8); 4 sera stérile et 5-8 fertiles, et donneront les 4 étamines, parmi lesquelles 2 — les antéropostérieures — sont dédoublées.

Enfin, le sommet de l'axe différencie une dernière feuille (9) qui est macrosporophylle-tégument portant un macrosporange (nucelle) avorté.

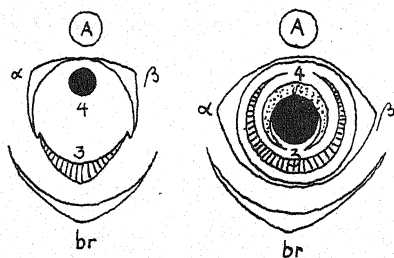


Fig. 427.
Diagrammes de la fleur
de *Gnetum*.

A gauche : fleur ♂.
A droite : fleur ♀.

Dans cet ensemble de feuilles, on peut considérer qu' α et β forment le « calice », les deux feuilles suivantes la « corolle » ; l'androcée est formé de deux « cycles » de 2 étamines, le cycle interne étant dédoublé. Les étamines portent un synange de 3 sporanges.

Gnetum. — La fleur ♂ (fig. 427) est aussi un axe se formant à l'aisselle d'une bractée. Aux deux préfeuilles α et β , très rapidement unies, succède une

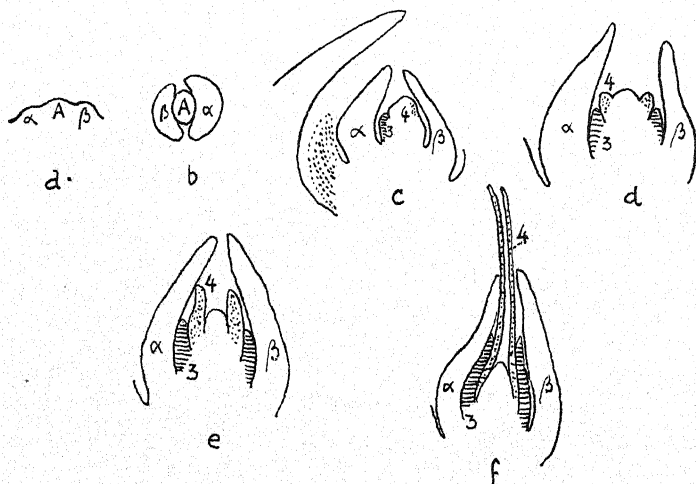


Fig. 428. — Développement de la fleur ♀ de *Gnetum Gnemon*
(d'après HAGERUP).

nouvelle feuille (3), qui fusionne avec les deux précédentes pour faire le « périnthe », puis une quatrième, laquelle est l'étamine.

Dans la fleur ♀ de *Gnetum* (fig. 427, 428), les deux préfeuilles α et β fusionnent en formant une sorte de cupule. L'axe donne encore naissance à deux feuilles : la première (3) antérieure qui, dans la fleur ♂, collaborait à la formation du périnthe, devient ici le « tégument externe », tandis

que la deuxième (4), homologue de l'étamine, est le macrosporophylle, c'est-à-dire « tégument interne ».

Cette structure avait déjà été admise par LIGNIER et TISON, qui ont interprété l'ovule de *Gnetum* comme « un axe simple ou peut-être composé, pourvu de deux collerettes nodales successives emboîtées l'une dans l'autre ».

Dans l'ensemble, les ovules des Ch. ont des traits très nets de Gymnospermes, mais la tendance vers l'hermaphroditisme, la réduction du prothalle et celle des archégones, la réduction ou la suppression de la chambre pollinique, la tendance vers la formation de stigmates, etc., sont des caractères d'Angiospermes. Enfin, l'organisation générale de l'appareil ♀, dans les grands traits, est, comme nous le verrons, identique à celle du gynécée de certaines Angiospermes, c'est-à-dire des Pipéracées et des Juglandales (HAGERUP) (pp. 416 et suiv.).

La graine est entourée des deux préfeuilles qui deviennent parfois charnues et créent ainsi un faux fruit.

Les Ch. possèdent donc de nombreux caractères d'Angiospermes et de Gymnospermes. Suivant les tendances des auteurs, ces végétaux ont tantôt été considérés comme Angiospermes (LIGNIER et TISON, HALLIER [1]), tantôt comme Gymnospermes. La majorité des botanistes s'est ralliée à la dernière manière de voir.

REMARQUES GÉNÉRALES SUR LES CHLAMYDOSPERMES

La fleur de Ch. la plus simple (*Ephedra* ♀ et *Welwitschia* ♀) (fig. 424, 426) n'est formée que de 3 feuilles (α , β et 3). La feuille 3 est fertile, elle est le macrosporophylle, c'est-à-dire le tégument abritant le nucelle.

Toutes les fleurs ♂ de Ch., sauf celles de *Welwitschia*, ont une structure semblable, différant simplement par le nombre des feuilles qui les constituent et leurs fonctions.

Les feuilles entourent l'ovule comme un périanthe.

Chez *Gnetum* ♀, la feuille 3 de la fleur ♀ devient tubuleuse et forme un « tégument » externe.

La fleur ♂ de *Welwitschia* rappelle une fleur dimère d'Angiosperme.

La fleur ♀ des Ch. peut donc être définie comme un axe court portant 2-3 feuilles stériles entourant un ovule (macrosporophylle-tégument + nucelle). Dans cette fleur, les 2-3 feuilles stériles occupent et remplissent vis-à-vis de l'ovule unique le rôle de faux carpelles (2), exactement comme les feuilles de la columelle qui, chez *Juniperus communis* (fig. 390), entourent les graines. Avec sa bractée, cette fleur est homologue d'une bractée + écaille de Conifère, ou d'un chaton + bractée d'une Cordaïtale (fig. 418).

Si les feuilles stériles (α , β , et éventuellement 3) se fermaient au-dessus de l'ovule pour l'enfermer, nous serions réellement en présence d'une fleur angiosperme nue, à ovaire uniloculaire tricarpellé, uniovulé, à ovule basal et orthotrope. Ce que nous appelons périanthe chez les Ch. est donc homologue des « carpelles » des Angiospermes.

(1) Jusqu'en 1907.

(2) Le carpelle vrai étant le macrosporophylle, c'est-à-dire le tégument (voir pp. 172, 376-377).

Or, la structure des fleurs de Ch. se retrouve chez certaines Angiospermes typiques, chez les Pipéracées et les Juglandales (HAGERUP).

Chez *Peperomia* (fig. 429), la fleur apparaît à l'aisselle d'une bractée sous forme d'un axe court portant à la base 2 préfeuilles (α , β) transversales, puis en alternance, 2 feuilles (3, 4) qui, en devenant concrescentes, formeront ce qu'on appelle les carpelles. Or, ces carpelles ne sont que des macrosporo-

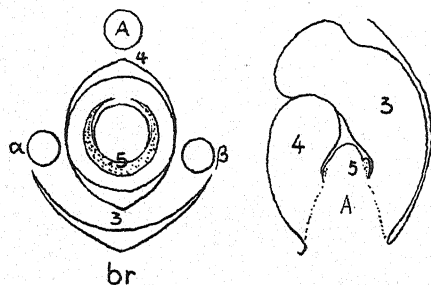
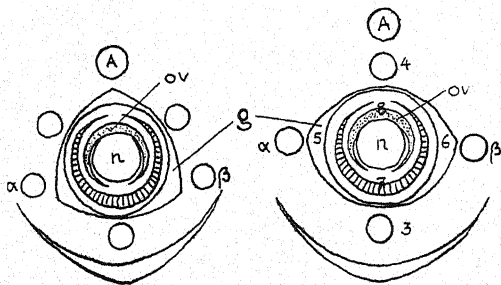


FIG. 429.
Diagramme et coupe
de fleur
de *Peperomia*
(d'après HAGERUP).

phylls stériles, c'est-à-dire de faux carpelles, car l'axe floral continue de s'accroître et forme une nouvelle feuille (5) qui est le véritable carpelle ou macrosporophylle, c'est-à-dire le tégument de l'ovule.

Chez *Piper* (fig. 430), l'axe floral porte les 2 préfeuilles, mais qui sont ici les deux premières étamines, puis vient un verticille de 2-3 feuilles également staminales. Le « gynécée » apparaît sous forme de 2-3 feuilles qui se soudent (fig. 430, g), auxquelles succèdent, vers le sommet de l'axe, encore

FIG. 430.
Diagramme de fleurs
de *Piper* sp.
(d'après HAGERUP).



2 feuilles dont l'une équivaut au tégument externe de *Gnetum*, l'autre étant la feuille ovulifère.

Chez les Juglandales (*Myrica*, *Juglans*, *Carya*, etc.), existent des structures identiques. *M. gale*, par exemple, a des fleurs de *Peperomia* (fig. 431). Le petit axe, qui apparaît à l'aisselle des bractées, porte d'abord les 2 préfeuilles transversales, puis 2 faux carpelles en alternance et concrescents entourant le point végétatif, lequel portera l'ovule, c'est-à-dire le vrai carpelle avec le macrosporange.

Les faux carpelles chez *Myrica* ne sont pas complètement unis; il reste un tube ouvert, librement accessible au tube pollinique. *Myrica* est presque une Gymnosperme (fig. 431, 432). Si nous comparons tous ces faits, nous voyons clairement que les Chlamydospermes sont un pont entre Gymnospermes et

certaines Angiospermes. C'est ce qu'ont si clairement vu LIGNIER et TISON, en considérant ces végétaux comme Angiospermes primitives et qu'a brillamment confirmé HAGERUP. Les structures de *Gnetum* ♀, *Myrica* ♀ et *Peperomia*, marquent 3 étapes entre la gymnospermie et l'angiospermie typiques. On voit comment des feuilles stériles situées au-dessous des sporophylles s'allongent peu à peu pour se joindre au-dessus de ceux-ci en formant ainsi un ovaire surmonté de stigmates. Toutes les feuilles stériles inférieures peuvent ainsi théoriquement devenir « carpelles », même les préfeuilles. Les « carpelles » sont des sporophylles stériles.

Les liens qui s'établissent ainsi entre Gymnospermes et Angiospermes montrent que la barrière entre ces deux grands groupes de végétaux est vraiment très faible.

Nous avons déjà vu les Genévriers marquer une tendance vers l'angio-

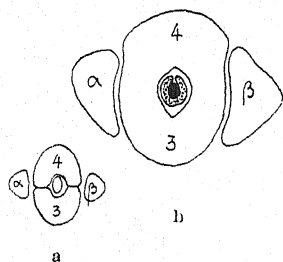


FIG. 431.

FIG. 431. — Développement de la fleur ♀ de *Myrica gale*.

a : coupe transversale d'une fleur jeune.
b : d'une fleur plus âgée.

FIG. 432. — Coupe d'une fleur ♀ de *Myrica gale* montrant l'ovaire entr'ouvert (d'après HAGERUP).

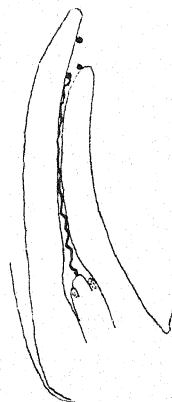


FIG. 432.

spermie. Le cas des Chlamydospermes est encore plus net, surtout s'il existe vraiment, chez *Ephedra campylopoda*, une double fécondation, homologue de celle des Angiospermes.

La différence principale entre Gymnospermes et Angiospermes, quant à l'organisation florale, consiste en ce que le pollen, chez les Ch. et Gymnospermes en général, est capté soit par le nucelle, soit par le carpelle-tégument plus ou moins papilleux, alors que, chez les Angiospermes, c'est l'ovaire, c'est-à-dire les faux carpelles qui portent les stigmates (1) (fig. 433, a, b).

2° Chez aucune Gymnosperme, le tube pollinique ne traverse de tissu vivant ; il gagne le nucelle à travers des espaces libres ou tombe directement sur le nucelle. Nous avons vu que chez certaines Phanérogames (*Myrica*), il y a des phénomènes analogues.

Le tube micropylaire du tégument formé par les Ch. semble avoir joué

(1) Chez *Ephedra* et *Gnetum*, des papilles existent même à l'extrémité des faux carpelles ; chez certaines Ptéridospermées, on en observe sur le nucelle (*Coleospermum*, p. 273).

un rôle important dans la conservation de la gymnospermie chez ces végétaux. En effet, si le tégument était réduit à ses dimensions ordinaires, les faux carpelles, déjà papilleux, n'auraient plus beaucoup de peine à se rejoindre et à former un ovaire clos, à stigmates typiques, d'Angiosperme (HAGERUP). D'ailleurs, après la fécondation, le canal micropylaire tombe et l'état angiosperme est alors réalisé. Si le tube micropylaire était raccourci, nous serions en présence d'une angiospermie du type *Juniperus* et, si le tube était encore plus court, du type Pipérale. Cette observation souligne les affinités entre les Ch. et certains Conifères d'une part et certaines Angiospermes d'autre part.

**

L'homologie entre la fleur des Ch. et le chaton élémentaire des Cordaïtales ou, ce qui revient au même, la bractée + l'écaille du cône de Conifères,

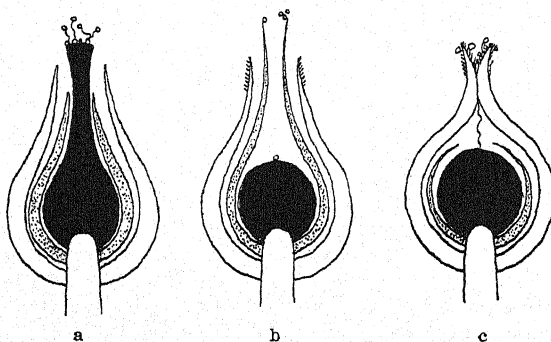


FIG. 433.

Les différents dispositifs de capture du pollen.

- a : par le nucelle (*Araucaria*).
- b : par le tégument (*Gnetum*).
- c : par les « faux » carpelles (Angiospermes).

mérite particulièrement d'être retenue. L'inflorescence des Ch. est, en effet, homologue d'un cône, comme est homologue d'un cône celle de *Peperomia* ou de *Piper*. La différence existant entre l'écaille + bractée des Pinacées actuelles et une fleur ♀ de Ch. est que, chez les premières, ce sont les préfeuilles qui sont fertiles, alors que, chez les Ch., ce sont les feuilles supérieures de l'axe secondaire. Entre les Ch. et *Lebachia*, l'identité de structure est encore plus grande.

Les Ch. sont donc affines des Conifères — ce que confirment les réactions sérodiagnostiques — et de certains groupes d'Angiospermes.

Les traits communs sont nombreux. Le « fruit » d'un *Dacrydium*, avec son *epimatium* charnu formé par α , β et la troisième feuille, est homologue d'un « fruit » d'*Ephedra*.

Cependant, il faut reconnaître que l'unité si remarquable des Ch. quant à la structure de la fleur, apparaît beaucoup moins à d'autres égards. C'est ainsi que les Ephédrales ont des stomates haplochéiles, comme les Cordaïtales, Coniférales, Ginkgoales et Cycadales, alors que les Welwitschiacées et les Gnétacées ont des stomates syndétochéiles, comme les Bennettitales (FLORIN). On constate aussi des différences notables entre les prothalles de *Welwitschia* et *Gnetum* d'une part, et d'*Ephedra* d'autre part.

Chaque famille peut être considérée comme type d'un ordre.

III. — LES ANGIOSPERMES

Les A. sont les Phanérogames à fleurs par excellence. Les ovules y sont enfermés dans un *ovaire* formé de *carpelles*. Tandis que, chez les Gymnospermes, on a beaucoup discuté de la nature florale ou d'inflorescence de certaines structures, la fleur, chez les A., s'impose en quelque sorte d'elle-même, tellement cet organe est individualisé.

Parallèlement à la formation de la fleur et à la claustration des ovules, se manifeste une réduction du prothalle (sac embryonnaire) et la formation d'organes retenant et guidant les grains de pollen (stigmates et styles).

Les homologues classiques assimilant l'oosphère des A. à un archégone de Gymnosperme très réduit, les autres cellules du sac embryonnaire au prothalle (endosperme des Gymnospermes) sont connues. Elles ont récemment été examinées à nouveau (CHADEFAUD) et précisées. Les homologues classiques ne seraient qu'apparentes, non réelles :

L'oosphère, les synergides et l'un des noyaux de la cellule centrale seraient homologues d'un archégone 4-cellulaire. La cellule fertile des A. (oosphère) serait une cellule du canal de l'archégone, alors que, chez les Gymnospermes, c'est l'oosphère. Cette dernière serait homologue, chez les A., d'un des noyaux de la cellule centrale qui donne l'albumen. L'autre noyau (dans un sac embryonnaire classique 8-nucléé), et les antipodes, représenteraient un deuxième archégone placé dos à dos avec le premier. Les deux noyaux centraux représentant deux cellules non séparées par une cloison et ayant retenu quelque chose de leur ancienne nature de gamète, s'uniraient facilement et exerceraient une attraction sur les anthérozoïdes, ce qui permettrait de comprendre la formation du noyau à $3n$ chromosomes.

On a décrit un très grand nombre d'A. fossiles; mais beaucoup sont de détermination douteuse, de sorte qu'il n'est pas possible d'en dresser la liste sans introduire beaucoup d'erreurs. Cette liste, tant qu'elle n'aura pas été révisée, n'a pas grand intérêt.

Cependant, un petit nombre de faits sont très instructifs et nous révèlent les traits essentiels du développement du monde végétal dont la connaissance a un grand intérêt pour la Systématique.

Les A. les plus intéressantes, à notre point de vue, sont les plus anciennes. Dès l'Eocène, les grandes lignes de la flore actuelle étaient fixées. Malheureusement ces genres les plus anciens sont encore mal connus. Ce n'est qu'à partir du Crétacé inf. que nous constatons une flore d'A. authentiques.

La soudaineté de l'apparition des A., sur laquelle G. DE SAPORTA a attiré l'attention, et la puissance avec laquelle ces végétaux ont conquis le monde, font penser qu'ils ont leur origine dans un passé plus lointain, mais que noyés, au début, dans la masse des Gymnospermes, leur présence n'est devenue sensible qu'au Crétacé. Il est possible que les A. aient fait leur apparition dans le Lias et même dans le Rhétien, comme semblent l'indiquer certains restes.

LIGNIER a décrit du Lias de Normandie des restes qu'il a appelés *Palmophyllum*, ressemblant à des feuilles de Palmiers (*Sabal* ou *Chamaerops*).

SAPORTA a fait connaître *Rhizocaulon* (du sommet du Jurassique-Crétacé inf.), longtemps considéré comme Restionacée ou Eriocaulacée, maintenant admis comme Cypéracée.

SEWARD a donné le nom de *Phyllites* à des empreintes du Jur. moyen d'Angleterre ressemblant beaucoup à des feuilles de Dicotylédones.

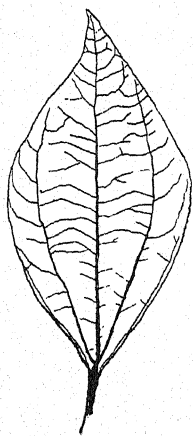


FIG. 434.

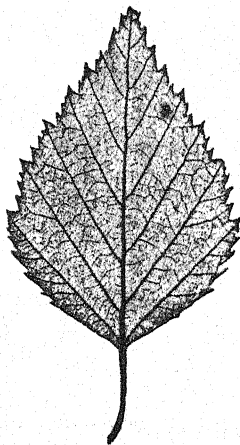


FIG. 435.

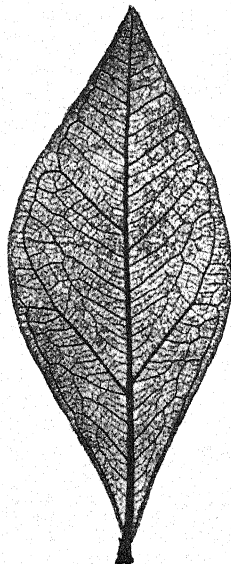


FIG. 436.

FIG. 434. — Feuille de *Cinnamomum glabrum* (type à nervation acrodrome (pris dans ZEILLER, Eléments).

FIG. 435. — Type de nervation craspedodrome. Feuille de *Betula fruticosa* (grand. nat.; d'après ETTINGSHAUSEN).

FIG. 436. — Type de nervation camptodrome. Feuille de *Ficus lutescens* (grand. nat.; d'après ETTINGSHAUSEN).

Ce sont des feuilles ovales, lancéolées, atténuées en pétiole vers la base, trinervées, à nervation acrodrome (1). L'attribution, ici encore,

(1) *Acrodrome* : à nervures secondaires peu nombreuses naissant sous un angle aigu et se redressant parallèlement à la nervure médiane pour se diriger vers le sommet. Ex. : *Cinnamomum* (fig. 434).

Craspedodrome : nervures secondaires allant jusqu'au bord du limbe. Ex. : *Betula*; la plupart des feuilles dentées (fig. 435).

Camptodrome : nervures secondaires naissant sous un angle aigu et se redressant vers le bord parallèlement à la nervure médiane, et s'anastomosant les unes avec les autres. *Ficus lutescens* (fig. 436).

est un peu douteuse, car ces restes ont été trouvés dans le Bathonien sup., dans un pays où les étages supérieurs, en particulier le Wealdien, ne renferment pas une seule Angiosperme. Il s'agit peut-être de Gnétales.

KRAÜSEL a décrit récemment (1928) du Jur. moyen d'Heubach (Allemagne) un bois qu'il a appelé *Suevioxylon zonatum*, caractérisé par de gros vaisseaux angiospermiques, en tous cas d'un caractère inconnu chez les Gymnospermes vivantes, sauf cependant chez les Chlamydospermes.

En Nouvelle-Zélande, N. ARBER a signalé des empreintes bien caractérisées de Dicotylédones (*Artocarpidium*) au milieu d'une flore à faciès jurassique. Mais les restes d'A. les plus anciens sont, si la chose est confirmée, les restes foliaires appelés *Furcula* et *Scoresbya*, récemment décrits par HARRIS (1), et *Desmiophyllum* LESQ. p. p. du Rhétien du Groënland, c'est-à-dire de la base du Jurassique. Ce dernier genre rappelle les Monocotylédones, les deux premiers les Dicotylédones.

Le g. *Fraxinopsis* WIEL., du Rhétien de l'Amérique du S., n'est pas une A., mais une Cycadale (OISHI, SCHUSTER).

Parmi les A. les plus anciennes (Crét. inf.) déterminées avec certitude, nous citerons, en plus des plantes déjà indiquées :

<i>Typhales</i> : Sparganiacées : <i>Sparganium</i> .	<i>Columnifères</i> : Sterculiacées : <i>Sterculia</i> .
<i>Alismatales</i> (Hélobiées) : Alismacées : <i>Alismacites</i> .	<i>Euphorbiales</i> : Euphorbiacées : <i>Chofatia</i> .
<i>Verticillées</i> : Casuarinacées : <i>Casuarina</i> .	<i>Sapindales</i> : Sapindacées : <i>Sapindopsis</i> , <i>Sapindophyllum</i> .
<i>Amentales</i> :	<i>Guttifères</i> : Diptérocarpacées : <i>Woburnia</i> , <i>Sabulia</i> , <i>Aptiana</i> .
Fagacées : <i>Quercus</i> (g. <i>Cerris</i> et <i>Ilex</i>).	<i>Méliales</i> : Méliacées : <i>Cedrelospermum</i> .
Salicacées : <i>Salix</i> , <i>Populus</i> .	<i>Ombelliflores</i> :
<i>Urticales</i> : Ulmacées : <i>Ulmus</i> .	Araliacées : <i>Aralia</i> , <i>Araliophyllum</i> .
Platanacées : <i>Platanus</i> .	
<i>Polycarpiques</i> :	
Aristolochiacées : <i>Aristolochia</i> .	
Magnoliacées : <i>Magnolia</i> .	
Ménispermacées : <i>Menispermites</i> .	
Lauracées : <i>Laurus</i> , <i>Sassafras</i> , <i>Lauroxylon</i> .	
Nymphéacées : <i>Nelumbium</i> .	

On peut ajouter à cette liste, en raison des différentes appréciations

(1) On a trouvé, dans le Trias moyen de l'Afrique du Sud, des restes rappelant des fleurs 5-mères; mais, en l'absence d'organes sexuels, on ne peut se prononcer à leur sujet (cf. THOMAS : *Bot. Rev.*, 1936).

ou délimitations du Crétacé inf. et moyen, et les grandes probabilités de haute ancienneté :

Ombellifères : <i>Chaerophyllum</i> , <i>Oenanthe</i> , <i>Peucedanum</i> .	<i>Sapindales</i> : Anacardiaceées : <i>Rhus</i> , <i>Pistacia</i> .
<i>Liliiflores</i> : Liliacées : <i>Smilax</i> .	<i>Célastrales</i> : Aquifoliacées : <i>Ilex</i> .
<i>Amentales</i> : Bétulacées : <i>Betula</i> .	<i>Rhamnales</i> : Rhamnacées : <i>Rhamnus</i> , <i>Zizyphus</i> , <i>Paliurus</i> .
Juglandacées : <i>Juglans</i> .	<i>Célastrales</i> : Célastracées : <i>Celastrus</i> .
Myricacées : <i>Myrica</i> .	<i>Myrtiales</i> : Myrtacées : <i>Eucalyptus</i> .
<i>Protéales</i> : Protéacées : genres divers.	<i>Bicornes</i> : Ericacées : <i>Andromeda</i> .
<i>Hamamélidales</i> : Hamamélidacées : <i>Liquidambar</i> .	<i>Primulacées</i> : Myrsinacées : <i>Myrsina</i> .
<i>Rosales</i> :	<i>Ebénales</i> : Ebénacées : <i>Diospyros</i> .
Légumineuses : la famille est certaine, mais les attributions génériques incertaines.	<i>Tubiflores</i> : Borraginacées : <i>Cordia</i> .
Rosacées : <i>Crataegus</i> , <i>Prunus</i> .	<i>Rubiales</i> : Caprifoliacées : <i>Viburnum</i> .

Enfin, ajoutons quelques Dicotylédones certaines du Crétacé inf. et moyen, mais non déterminables avec précision, n'étant connues que par des feuilles :

Ficophyllum, *Rogersia*, *Quercophyllum*, *Credneria* (fig. 437), *Aspidiophyllum* LESQ, *Ettinghausia*, *Proteaephyllum* (fig. 438), *Dicotylophyllum*.

Credneria ZENKER (fig. 437) : feuille du Crét. moyen et sup., à limbe orbiculaire ou ovale, à trois nervures principales, prenant leur origine commune près de la base du limbe et nervures secondaires et tertiaires ; ces dernières rappelant celles des Tiliacées. On a rapproché ces feuilles des Urticacées, Ménispermacées, Sterculiacées, Hamamélidacées, Platanacées.

Aspidiophyllum, du Crét. d'Amérique, rappelle les feuilles de *Credneria* et celles de *Laportea* (Urticacées).

Ettinghausia, du Crét. moyen, a été comparé avec le g. *Fothergilla* (Hamamélidacées).

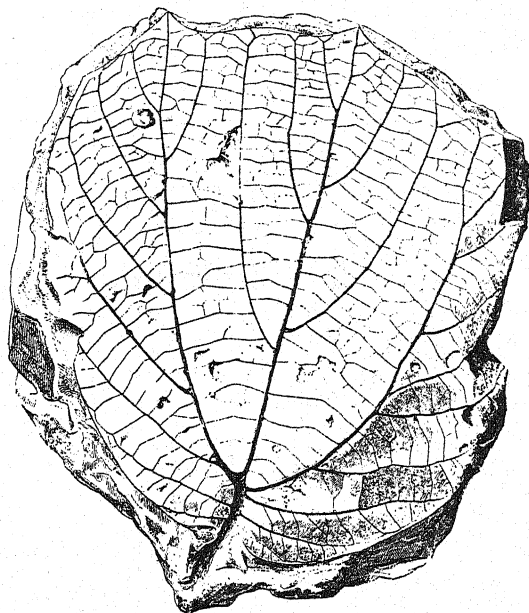
Nous ne savons ni laquelle des deux sous-classes, Monocotylédones ou Dicotylédones, est antérieure à l'autre, ni si l'une a engendré l'autre ou si les deux sont autonomes. En l'état actuel de nos connaissances, en tenant compte des découvertes de LIGNIER et de HARRIS, on peut seulement penser que les deux lignées remontent très haut. Par contre, les Gamopétales sont certainement plus récentes et dérivent toutes d'A. dialypétales.

*
**

Pour se faire une idée juste de l'origine des A., il faut avoir devant les yeux le monde végétal dans lequel elles ont fait leur apparition,

car il est clair que ces plantes se sont différenciées aux dépens des végétaux préexistants. Or, quelle était la composition de la flore secon-

FIG. 437.
Credneria triacumita
HAMPE,
du Cénomanien
de Blankenburg.
Feuille réduite
aux 2/3
de grand nat.
(d'après SCHIMPER).



daire antécétacée ? Parmi les Cryptogames vasculaires, nous comptons des Lycopodiées ligulées hétérospores (Sélaginelles), des Lycopodiées

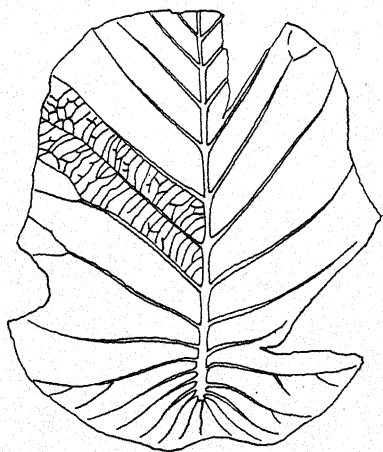


FIG. 438.
Proteaephyllum
du
Crétacé supérieur
(2/3 grand. nat.;
pris dans ZITTEL).

podinées éligulées homosporées (Lycopodes), des Articulées, des Fougères (Osmondales, Marattiales, mais surtout des Leptosporangiées),

les dernières Préphanérogames; parmi les Gymnospermes, existaient des Bennettitales, des Nilssoniales, des Cycadales, des Ginkgoales et surtout des Coniférales.

Il est clair que seules des plantes à ovules peuvent avoir engendré les A. L'élaboration de la fleur d'Angiosperme a été tellement lente qu'elle n'a pu franchir le pas décisif qu'après une longue préparation. Il est difficile de ne pas voir dans le type gymnosperme l'organisation précédant immédiatement l'angiospermie (1). Les dernières Préphanérogames, sur le point de disparaître, ne paraissent pas devoir entrer en ligne de compte, bien que l'on puisse concevoir un saut direct de ces végétaux aux A. Nous avons vu aussi que certaines « fleurs » de Préphanérogames évoquent vivement des fleurs 1-sexuées d'A. Mais la structure intime de l'ovule et des appareils « florifères », les modalités de fécondation et les phénomènes qui la suivent sont très éloignés de ce que l'on voit chez les A. Par contre, la gymnospermie est beaucoup plus proche. Les caractères végétatifs, l'anatomie des A., sont aussi plus proches des Gymnospermes que des Préphanérogames.

La distance morphologique entre certains caractères des Gymnospermes et des Angiospermes est parfois très faible. C'est ainsi que l'ovaire de certaines A. (Myricacées, Aristolochiacées, Violacées, nombreuses formes tératologiques) n'est pas toujours fermé. On a observé chez *Butomopsis lanceolata* Kunth, espèce actuelle de l'Inde, des grains de pollen dans le canal styloïde et même dans l'ovaire et sur les ovules. Certaines A. (Composées, etc.) ont des prothalles assez développés. Inversement, les Genévriers, Gymnospermes typiques, ont des traits d'A. (p. 374); chez certaines Chlamydospermes, existerait une double fécondation. Les grains de pollen des G. anciennes et des A. archaïques se ressemblent (fig. 439). Certaines Gymnospermes (*Taxus*, Chlamydospermes) ont un périanthe très net. Le bois de certaines A. anciennes (Magnoliales), par ses trachéïdes, a des traits de Gymnospermes. Certaines plantules d'A. (Protéacées : *Perseonina*) ont encore du tissu de transfusion, c'est-à-dire du métaxylème centripète.

Pour toutes ces raisons, et malgré bien des obscurités, il semble clair que les A. dérivent des Gymnospermes. Reste à préciser quelles sont les Gymnospermes à retenir.

Avant de répondre à cette question, il est nécessaire de connaître la structure élémentaire de la fleur.

L'ovule, avons-nous vu, est formé d'un nucelle-macrosporange et d'un tégument-macrosporophylle représentant chacun un axe, l'un fertile, l'autre stérile.

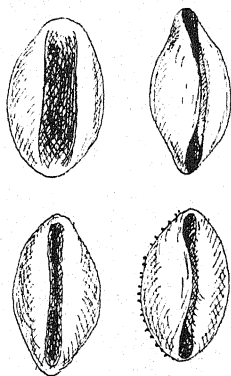
(1) Certains auteurs admettent une filiation directe entre Cryptogames vasculaires et A.

Les « carpelles », dont l'homologie avec les feuilles ordinaires est évidente, représentent également, à l'origine, un ou plusieurs axes, telles les feuilles ordinaires (voir p. 266). En ce qui concerne l'étamine des A., elle n'est pas non plus un organe simple. La loge pollinique est homologue du microsporange des Gymnospermes ou des autres végétaux vasculaires non Phanérogames. L'union des quatre loges donne le synange staminal des A.. Celui-ci est donc, à l'origine, un système dichotomique \pm ramifié, contracté et foliarisé (1). La valeur morphologique de l'étamine ressort encore de l'examen des ovules anormaux pollinifères observés chez certaines A. vivantes : *Petunia* (MOLLIARD), *Passiflora* (S. A. SALTER), *Rosa* sp. (MASTERS), *Salix* (LUNDSTRÖM). Ici, c'est le nucelle, c'est-à-dire le macrosporange qui est anthère, le tégument jouant un rôle protecteur de l'anthère.

FIG. 439.

Divers grains de pollen.

- 1 : Bennettitales, Cycadales,
Ginkgoales.
2 : Palmiers.
3 : Magnolia.
4 : Piper
(d'après R. P. WOODEHOUSE).
-



Si nous appliquons ces données à la décomposition morphologique de la fleur, nous arrivons à la conclusion que la fleur, même la plus réduite, est un buisson d'axes ou de ramifications contractées et foliarisées insérées sur un axe principal plus ou moins court.

La fleur, même la plus simple, n'est donc pas une unité morphologique ; elle est seulement une unité physionomique et biologique. L'unité morphologique est le sporange, c'est-à-dire la loge pollinifère et le nucelle. La définition morphologique classique de la fleur n'est donc pas exacte ; la fleur la plus simple, du point de vue morphologique, est une sorte d'inflorescence.

Les phénomènes tératologiques bien connus de transformation des organes sexuels en feuilles ne sont pas en opposition avec la nouvelle interprétation, car ils ne marquent jamais — toute la paléontologie le montre — un retour complet à la nature originelle, mais seulement une régression partielle ne dépassant pas le stade foliaire. Or, la

(1) Idée que l'on trouve aussi chez d'autres auteurs modernes, tels C. L. WILSON : *Ann. Journ. Bot.*, 1937.

feuille, nous le savons, est elle-même une ramification foliarisée unie par une palmure ou simplement un axe foliarisé. C'est ainsi que le sporophylle des Lycopodinéés, l'ovule, l'étamine, régressent simplement en feuilles, alors que leur constitution originelle est complexe (1).

La contraction des télomes collaborant aux fonctions reproductrices s'annonce chez les végétaux les plus anciens. Elle s'est manifestée dans toutes les lignées et paraît avoir été, avec la foliarisation, l'un des moyens les plus puissants de la phylogénèse. Chez les Psilophytinées, la contraction se manifeste déjà chez *Yarravia* (Silurien) par le groupement des télomes sporangifères (fig. 110). Chez les Articulées et Lycopodinéés, on la constate dans tous les groupes. Les « sporophylles » des Prêles sont des ramifications dichotomiques contractées, et leur ensemble constitue ce que nous appelons communément une fleur. Chez les Fougères, la contraction morphologique est exprimée dans les sores et les synanges. Chez les Pteridospermées, les *Crossotheca*, *Potonia* (fig. 298) sont des appareils sporifères tellement contractés qu'on peut les considérer comme « fleurs » ♂ au même titre que certaines fleurs 1-sexuées de Phanérogames. Chez les Bennettitales, enfin, le groupement des appareils ♂ et ♀ forme de véritables « fleurs »; certaines (*Cycadeoidea*) ont encore des étamines primitives très ramifiées et des appareils ♀ longuement pédonculés.

Inversement, si nous remontons des A. aux végétaux anciens, nous constatons la dissociation progressive de cette pseudo-unité morphologique qu'est la fleur en ses composants élémentaires.

Connaissant ces faits, on est conduit à rechercher s'il n'existe pas, chez les A. actuelles, des organisations florales encore incomplètement contractées, des « fleurs » en formation. On pense tout de suite aux Euphorbiacées, aux petites cymes ♂ du Noisetier et à certaines Graminées. Le *cyathium*, les petites cymes élémentaires du Noisetier sont des appareils floraux encore incomplètement contractés, en voie de devenir fleur.

Dans le *cyathium*, l'ovaire n'a qu'à devenir sessile et les cymes d'étamines se contracter davantage encore ou se réduire à une étamine pour devenir une « fleur ». Un épillet 1-flore à glumes disposées en ordre spiralé (*Streptochaeta*) n'est pas très loin de l'état floral classique; les glumellules n'ont qu'à disparaître.

Si le g. *Streptochaeta* était le seul de la famille, interpréterions-nous encore les glumellules comme périanthe de la fleur? Ne les considé-

(1) La contraction extrême aboutit à la fusion, de sorte que l'organe se développe comme s'il était simple. L'exemple le plus typique est le sporophylle des Lycopodinéés qui est morphologiquement un organe double (voir pp. 170, 194).

rerions-nous pas comme de simples « appendices » ou « émergences » sans valeur morphologique ? Et certains « appendices » ou « émergences » floraux ne seraient-ils pas, dans certains cas, des restes d'un état moins contracté de la fleur ? De même que des organes sont unis pour former des fleurs, ainsi les fleurs elles-mêmes peuvent se grouper à leur tour et subir certaines contractions pour constituer des *inflorescences* simulant, dans les cas extrêmes, des fleurs. L'exemple classique est le capitule (inflorescences *surévolées*).

Ces considérations nous conduisent, en somme, à cette conclusion logique que la fleur, en tant qu'unité morphologique, n'existe pas, qu'il n'y a que des ensembles \pm compliqués, relativement simples dans une fleur isolée, complexes dans un capitule ou une cyme dense. Dès lors, les discussions, parfois si ardentes, autour de certaines structures, pour en déterminer la nature de *fleur* ou d'*inflorescence*, perdent beaucoup de leur intérêt et deviennent sans objet. Entre ces deux notions, il n'y a que des nuances et non des différences essentielles.

**

Bien que la structure élémentaire de la fleur des A. soit partout la même, la manière dont les axes élémentaires se groupent pour devenir organes floraux diffère et crée des types d'organisation différents.

Il ne semble pas encore possible de distinguer nettement ces types, car leur mise en évidence suppose des investigations très longues et minutieuses sur l'ontogénie des fleurs, conduites par les techniques modernes. On en connaît au moins deux, celui des fleurs à placentation centrale et celui des fleurs à placentation pariétale (1).

HAGERUP a montré que chez les Centrospermales, par exemple, les ovules sont insérés sur l'axe floral et n'ont aucun rapport avec les carpelles (2) (fig. 440, 441). Ceux-ci forment un involucre de feuilles stériles, les vrais sporophylles étant les téguments ovulaires (voir pp. 376, 383, 424). Cet involucre est parfois encore entr'ouvert, mais il forme habituellement un ovaire complètement clos. Le type floral centrospermien comprend donc, entre les étamines et les ovules, un certain nombre de feuilles stériles.

Tout autre paraît l'organisation des fleurs à placentation pariétale.

(1) Il est parfois très difficile de faire la distinction entre les types de placentation, car il existe de fausses placentations pariétales (cf. HAGERUP, chez *Salix*, *Mesembryanthemum*) (fig. 445).

(2) Cette observation est confirmée par des observations déjà anciennes d'EICHLER. Dans les virescences anormales observées chez les Caryophyllacées, cet auteur reconnaît que le placenta central s'allonge comme un axe sur lequel les ovules sont transformés en feuilles, mais il admet néanmoins la théorie classique qui veut que les ovules soient fixés sur les « carpelles ».

Il faut distinguer deux types de placentation pariétale : dans l'un, les ovules sont fixés sur la nervure médiane ou dispersés sur la face ven-

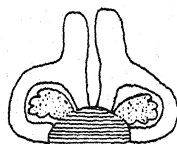
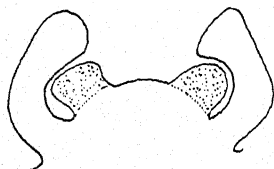
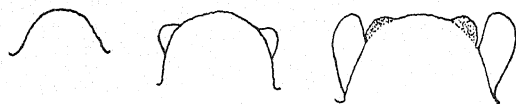


FIG. 440.
Giesekia
pharmaceoides
(Phytolaccacée).
Ontogénie
de l'ovaire
(d'après HAGERUP).

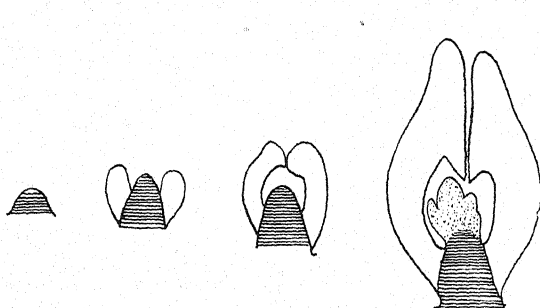


FIG. 441.



FIG. 442.

FIG. 441. — *Scleranthus perennis*. Ontogénie de l'ovaire (d'après HAGERUP).

FIG. 442. — Un « carpelle » du type de celui des Légumineuses déroulé téra-
tologiquement (d'après VELENOWSKY).

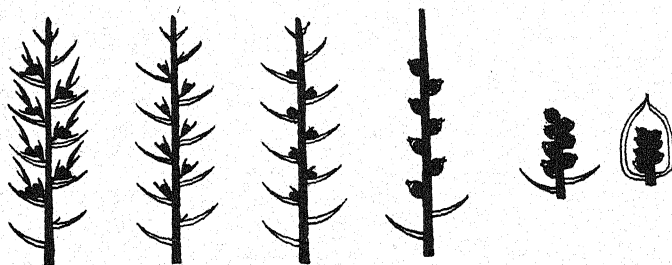


FIG. 443. — Schéma montrant le passage entre un cône ♀ de Conifère et le gynécée, ou la fleur ♀ d'une Centrospermée (on observe la réduction progressive du rameau axillaire sporangifère, suivie de l'enroulement du sporophylle autour du sporange, pour devenir le tégument de l'ovule, le macrosporange étant le nucelle).

trale (Butomacées, *Brasenia*, *Astrocarpus*, Santalacées, Loranthacées); dans l'autre, les ovules sont marginaux, comme chez les Légumineuses

(fig. 442). Dans ces fleurs, les organes reproducteurs ♀ succèdent directement aux étamines, sans interposition de feuilles stériles.

Revenons maintenant à la recherche des ancêtres des A.

La diversité des structures florales des A. conduit à la conclusion que les A. ne sont pas issues d'un seul groupe de Gymnospermes, mais de plusieurs; autrement dit, les A. sont polyphylétiques. Cette origine multiple expliquerait l'apparition simultanée des A. sur de nombreux points du globe (Amérique du Nord, Portugal, Madagascar, etc.).

Le type centrospermien, comme l'a montré HAGERUP, rappelle les structures de l'appareil reproducteur des Conifères et fait penser à une ascendance chez les Conifères *au sens large* ou les Chlamydospermes, puisque les structures florales sont très semblables (voir p. 415). Mais on peut aussi songer à certaines Bennettitales. Si les ovules d'un *Cycadeoidea* étaient sessiles et les étamines internes stériles, et si celles-ci protégeaient les ovules en les enfermant, il en résulterait aussi une fleur d'A. La figure 443 montre comment on peut passer d'un Cône de Pin à un gynécée de Centrospermale.

L'origine des A. à placentation pariétale est certainement différente.

Nous avons vu, chez les Caytoniales, une remarquable tendance vers la formation de « carpelles » à placentation pariétale dorsale. Les ovules y sont sur la nervure (fig. 322).

Le cas des *Caytonia* prouve que la placentation pariétale dorsale existait dès le Trias. A ce titre, ces végétaux offrent une véritable ébauche d'angiospermie; mais l'absence de graine en fait des Préphanérogames typiques. La différence essentielle est dans le pli transversal du « carpelle », alors qu'il est longitudinal chez les A. Cependant, la position des ovules, chez certaines A., sur la nervure, pourrait aussi résulter de la concrescence d'un axe secondaire ovulifère avec la feuille sous-jacente, comme cela se passe chez les Araucariacées où l'écaille-axe ovulifère s'est fusionnée, comme on sait, avec la bractée-mère.

De telles concrescences ne sont pas impossibles chez les A., comme semble l'indiquer les chatons ♂ de certaines Amentales (*Corylus*), où de petites cymes d'étamines, généralement interprétées comme fleurs, sont intimement unies à la bractée-mère.

Quoi qu'il en soit, les A. à placentation pariétale *dorsale*, n'appartiennent pas au même cercle de famille que les précédentes. Leur ascendance gymnospermienne est complètement inconnue, et leur organisation florale évoque celle des Caytoniales.

En ce qui concerne maintenant les Phanérogames à placentation pariétale *marginale* — et sans doute les Pariétales en général (type

des Légumineuses) — l'homologie de leurs carpelles est chez les Cycadophytes : Cycadales et, ici encore, Bennettitales.

Un follicule déroulé de Légumineuse (fig. 442) rappelle, comme on sait, beaucoup la feuille ovulifère des *Cycas*. Celle-ci n'a qu'à se plier sur sa nervure médiane pour engendrer le carpelle du type des Légumineuses.

Par ailleurs, le pédoncule ovulifère de certaines Bennettitales porte une cupule ou peut être biovulé, ce qui indique qu'il était, jadis, ramifié. On peut donc penser que l'ovule unique pédonculé des B. est un appareil réduit, jadis ramifié et portant plusieurs ovules représentant des feuilles ovulifères du type de *Cycas revoluta*, mais très réduites.

Bien que ces données ne découvrent qu'un des aspects du problème, elles montrent que l'ascendance gymnospermienne des A. est vraisemblablement multiple. Des végétaux du type Conifère, Cycadale, Bennettitale et peut-être même Chlamydosperme et Caytoniale ont pu intervenir.

Ces données nous conduisent tout naturellement à l'étude du problème de la structure de la fleur primitive.

Du moment qu'il semble rationnel d'admettre une origine polyphylétique des A., il est clair qu'il n'y a pas un type de structure primitive, mais *plusieurs* et que les A. actuelles descendent d'ancêtres ayant une structure florale différente dès l'origine. La grande diversité d'emblée des A. est en faveur de cette remarque.

Il est clair que la structure de ces fleurs primitives d'A. dépend du degré d'organisation morphologique de la souche gymnospermienne qui les a engendrées.

Une fleur 1-sexuée ou hermaphrodite, supérovariée ou inférovariée, spiralée ou verticillée, peut être primitive ou dérivée suivant la structure florale ancestrale qui l'a engendrée. On comprend très bien que les Cycadophytes, par exemple, aient pu engendrer directement des fleurs hermaphrodites ou unisexuées, alors que les Gymnospermes à fleurs normalement réduites (l'axe écaille des Conifères) n'ont pu donner naissance qu'à des A. offrant, dès l'origine, des caractères de grande simplicité. Les Amentales, les Urticales, Pipérales qui sont des A. très anciennes, ont ainsi des fleurs réduites, sans doute parce qu'elles descendent d'ancêtres ayant eux-mêmes des structures simples.

L'hermaphroditisme peut avoir succédé, dans certains cas, à l'unisexualité, comme le semblent indiquer les Pipérales (1). D'ailleurs, l'unisexualité est secondaire, dérivée (Centrospermales, Composées, etc.).

(1) Ceci résulte de ce que les préfeuilles α et β , au lieu d'être stériles, sont σ (fig. 429).

L'ovaire infère peut être originel ou une modification d'un type supérovarié. Il semble même que certains genres aient été d'abord inférovariés, puis soient devenus supérovariés. Les genres *Canarium* et *Bursera*, par exemple, sont aujourd'hui supérovariés ou semi-infères, alors que les espèces fossiles connues sont toutes inférovariées. Le g. *Dracontomelon* (Anacardiacées), aujourd'hui supérovarié, est représenté par

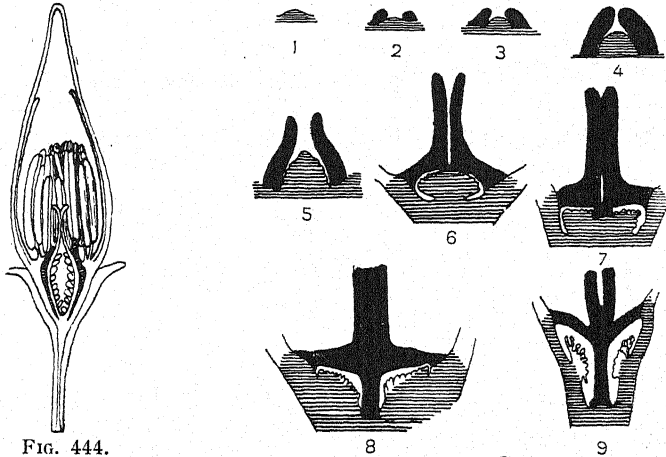


FIG. 444.

FIG. 444. — *Eschscholtzia californica*.

Coupe de la fleur montrant un type de fleur où l'ovaire infère typique est presque réalisé (d'après VELENOVSKY).

FIG. 445. — 1-9 : développement de l'ovaire infère de *Mesembryanthemum hispidum*. — 10 : l'ovaire infère de *M. cordifolium*.

Rayé horizontalement : les parties axiales.

Noir : les faux carpelles (d'après HAGERUP).

FIG. 445.

des espèces fossiles inférovariées. L'ovaire des Butomales montre des faits du même ordre ; suivant l'allongement de l'axe, il est infère ou supère. Ce cas, comme celui des Ficoïdées, des Cactales et d'*Eschscholtzia*, a montré que l'ovaire infère est tantôt déterminé par l'axe, tantôt par la condescence des feuilles florales (fig. 444, 445). Il y a des fleurs primitives nettement « verticillées » parmi les A. les plus anciennes (*Artocarpidium*) ; d'autres, très anciennes aussi (Magnoliales), sont acycliques. Certaines fleurs primitives sont originellement apétales, celles à ascendance coniférienne au sens large par exemple ; d'autres sont pourvues d'une corolle (lignée Cycadophytes-Bennettitales). L'apétalie est aussi, dans beaucoup de cas, dérivée. La corolle a pu être un caractère original ou acquis, car elle a souvent une origine staminale

(DE CANDOLLE, MURBECK) (1). Les faits infirment donc la théorie d'un type unique de fleur primitive qui aurait été acyclique et polymère, comme ils démentent la définition classique de cet organe.

Tous ces types floraux primitifs d'A., une fois formés, ont naturellement poursuivi leur carrière phylétique comportant les changements morphologiques inhérents à leur nature.

Ces remarques montrent que, pour apprécier la supériorité ou l'infériorité d'une fleur, son progrès ou sa régression, il convient de ne pas attacher à l'organisation morphologique de la fleur une valeur absolue. *On ne peut comparer que les structures florales de groupes appartenant au même phylum*; toutes les fins de lignées représentent des structures supérieures par rapport à celles des groupes moins évolués dont elles sont l'aboutissement. Il existe donc autant de types d'organisation supérieure que de phylums; les Graminées, Asclépiadacées, Orchidées, Ombellifères, sont des exemples de ces supériorités. Ces familles sont, à leur manière, aussi évoluées que les Composées, si souvent placées au sommet de l'échelle végétale.

**

Un problème qui a été très discuté est celui de savoir lequel des deux groupes d'A., Monocotylédones ou Dicotylédones, est le plus ancien. L'organisation tristique reflétant l'activité primitive du sommet végétatif de la cellule apicale des Cryptogames vasculaires, certains auteurs considèrent, pour cette raison, que les Monocotylédones sont plus anciennes que les Dicotylédones (SCHELLENBERG). SEWARD considère que les Palmiers fossiles du Jurassique sup. sont les plus anciennes Angiospermes déterminées avec précision. Le g. *Rhizocaulon* attribué aux Cypéracées a été trouvé dans les couches du sommet du Jurassique du Portugal. Les Dicotylédones indiscutables n'arrivent qu'au Crétacé. Mais ces trouvailles de Monocotylédones primitives ayant été faites dans des couches anciennes où les A. sont très rares ne permettent pas de tirer des conclusions fermes. Le hasard des découvertes y a une trop grande part. Il convient aussi de rappeler ici les trouvailles de ARBER, HARRIS, KRAÜSEL (p. 421).

Par ailleurs, la rareté des Monocotylédones fossiles, la fixité du plan floral, l'homogénéité du groupe, l'anatomie, donnent l'impression qu'elles forment un groupe plus récent et en voie de conquête. A vrai dire, aucun document positif ne permet de savoir lequel des deux groupes est le plus ancien (2). A partir de l'Infracrétacé où

(1) Les pétales ressemblent par leur vascularisation plus aux étamines qu'aux sépales.

(2) Les indications des anciens auteurs sur l'existence de Monocotylédones au Paléozoïque sont toutes erronées. Rappelons que ces Monocotylédones anciennes étaient des Cordaitales (GRAND'EURY, RENAULT).

l'existence des A. est évidente, Monocotylédones et Dicotylédones coexistent.

Pour beaucoup d'auteurs, le monophylétisme des Monocotylédones n'est pas douteux (1). Cette opinion, croyons-nous, est discutable. Bien qu'aucun fait précis ne permette de la contredire formellement, on peut noter des différences importantes dans les divers groupes de Monocotylédones. Celles-ci sont-elles toutes réductibles en un type originel unique ? Nous en doutons. Il est permis de penser qu'à partir du moment où l'angiospermie était possible, les Gymnospermes ont pu donner naissance d'emblée à des Monocotylédones et à des Dicotylédones. Par ailleurs, il est possible aussi que certaines Monocotylédones soient des descendantes de types dicotylédonés; les relations entre Ranales et Alismatales sont frappantes. L'origine des Monocotylédones, il faut l'avouer, est encore totalement inconnue.

*
**

Parmi toutes les A., les Gamopétales sont les seules dont nous connaissions l'origine, en ce sens qu'elles sont sûrement issues d'autres A.. Les Gamopétales sont donc indiscutablement plus récentes que les Dialypétales. La paléontologie confirme le point de vue classique de la Systématique; mais la plupart de nos systèmes de classification actuels considèrent les Gamopétales comme une classe autonome, alors que la chronologie de l'apparition des types des ordres actuels, autant que nous soyons fixés sur ce sujet, est en faveur de l'hypothèse que les ordres de Gamopétales appartiennent à diverses lignées de Dialypétales dont ils sont probablement le terminus actuel. Plusieurs lignées de Dialypétales se sont développées ainsi dans un sens qui en a fait, à un moment donné, des Gamopétales. Le groupe n'est donc pas naturel, autonome; mais ses membres doivent être dispersés entre les diverses lignées de Dialypétales: il est éminemment polyphylétique.

Les classifications modernes (PULLE, WETTSTEIN, et, dans une certaine mesure, HUTCHINSON) montrent nettement une tendance vers la suppression de l'autonomie systématique des Gamopétales.

Nous croyons que ces tentatives indiquent la voie qu'il faut suivre. Elles renouvelleront notre Systématique en la rendant plus phylogénique, c'est-à-dire plus rationnelle.

Nous reproduisons ici les classifications de PULLE, de WETTSTEIN,

(1) On sait que l'argument principal invoqué en faveur du monophylétisme est l'uniformité de structure du sac embryonnaire. Cette raison n'est pas suffisante. Il y a, dans les détails, des différences de structure notables. D'ailleurs, le sac embryonnaire de toutes les A. est bâti sur le même plan.

celle d'HUTCHINSON et, enfin, notre propre manière de voir en nous basant sur les faits paléobotaniques. Dans les trois premiers tableaux, les Monocotylédones sont considérées comme monophylétiques :

DIVISION DES ANGIOSPERMES, d'après PULLE.

Subdivision IV (1) : Angiospermes.

Monocotylédones.

Spadiciflores.
Pandanales.
Hélobiées.
Triuridales.
Farineuses.
Liliiflores.
Glumiflores.
Scitaminées.
Gynandrées.

Dicotylédones.

Série I :

Casuarinales → *Primulales.*

Casuarinales.
Pipérales.
Salicales.
Garryales.
Leitnériales.
Juglandales.
Julianales.
Myricales.
Balanopsidales.
Hydrostachyales.
Fagales.
Urticales.
Centrospemales.
Polygonales.
Cactales.
Plumbaginales.
Primulales.

Série II :

« *Amentiflores* » → *Balanophorales.*

Protéales.
Santalales.
Balanophorales.

Série III :

Hamamélidales → *Ebénales.*
Hamamélidales.

Ranales
Ebénales.

Série IV :

Ranales → *Myrtales.*
Aristolochiales.
Rosales.
Podostémiales.
Myrtales.

Série V :

Rhœadales → *Campanales.*
Rhœadales.
Batidales.
Sarracéniales.
Pariétales.
Cucurbitales.
Guttiférales.
Diapensiales.
Ericales.
Campanales.

Série VI :

Rosales → *Rhamnales.*
Pandales.
Malvales.
Tricoques.
Géraniales.
Térébinthales.
Rhamnales.

Série VII :

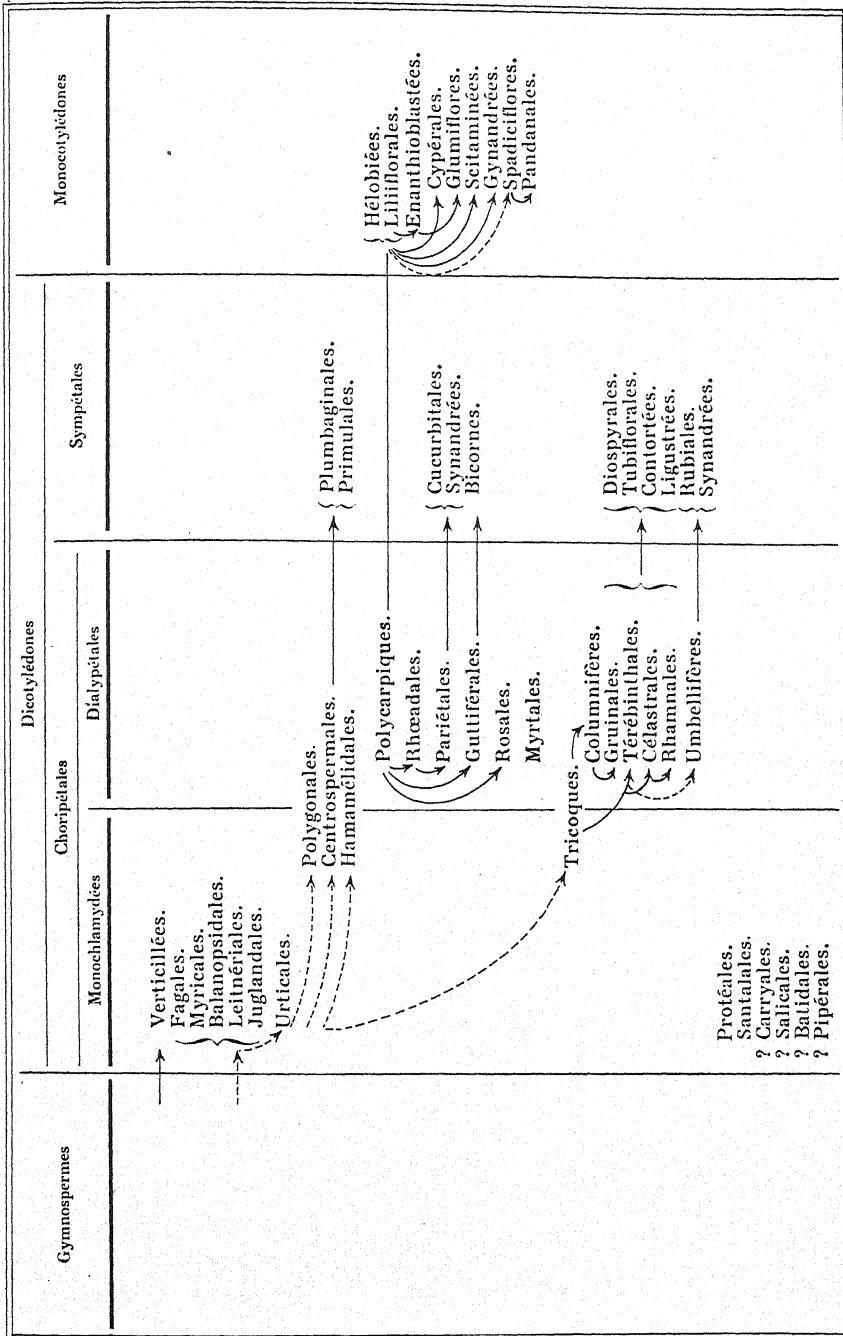
Térébinthales → *Rubiales.*
Célastrales.
Ombelliflores.
Rubiales.

Série VIII :

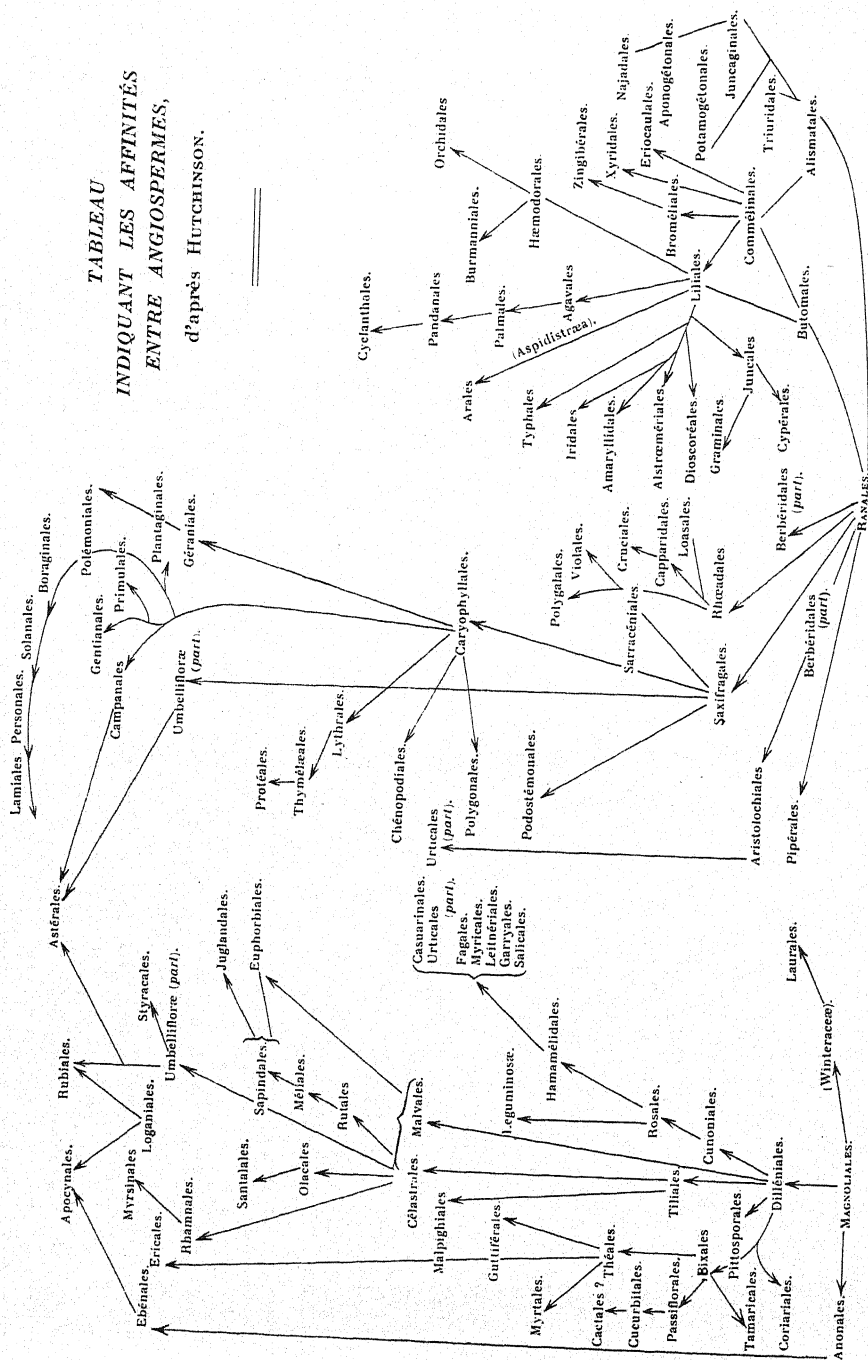
Térébinthales → *Plantaginales.*
Ligustrales.
Contortales.
Tubiflores.
Plantaginales.
Callitrichales.
Hippuridales.

(1) Les subdivisions I-III ont trait aux Gymnospermes.

DIVISION DES ANGIOSPERMES, d'après WETTSTEIN.



TABEAU
INDIQUANT LES AFFINITÉS
ENTRE ANGIOSPERMES,
d'après HUTCHINSON.



Rappelons-nous maintenant les ordres d'Angiospermes les plus anciens. Bien qu'il soit impossible d'y établir une hiérarchie chronologique, nous y distinguons plusieurs stocks morphologiques (fig. 446) :

- 1° Celui des Casuarinales (Verticillées).
- 2° Celui des Amentales - Urticales et (probablement) Centrospermales.
- 3° Celui des Tricoques - Columnifères - Méliales - Sapindales - Rhamnales - Célastrales - Umbellifères.
- 4° Celui des Protéales.
- 5° Celui des Polycarpiques (Aristolochiales incl.) - Hamamélidales - Guttiférales - Rosales - Myrtales.
- 6° Celui des Monocotylédones.

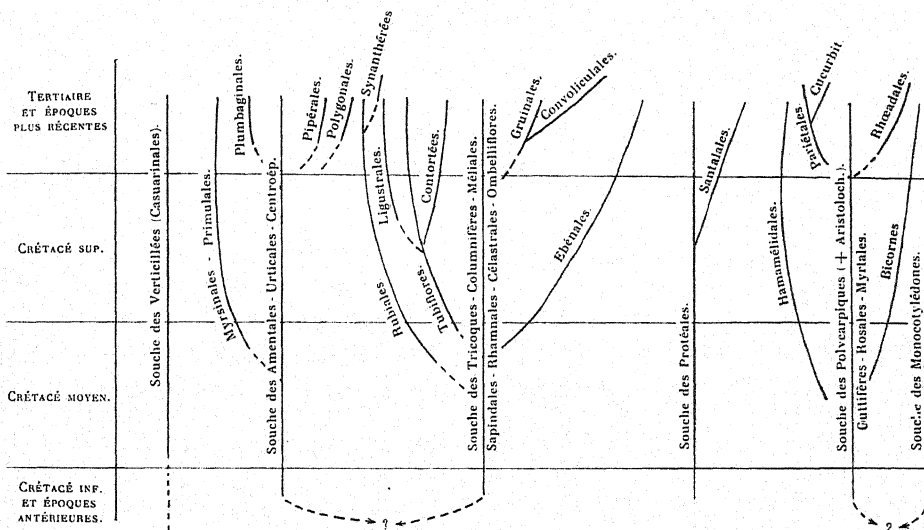


FIG. 446. — Les groupes d'ordres, tels qu'ils résultent de nos connaissances paléontologiques.

Tous les autres ordres peuvent être rattachés à l'un ou l'autre de ces groupes et considérés comme issus d'eux (1). C'est, en particulier, vrai pour l'ensemble des Gamopétales.

Ces groupes, en l'état actuel de nos connaissances, paraissent indépendants les uns des autres, d'où l'impossibilité de dresser un arbre généalogique unique sans faire appel à trop de rapports systématiques hypothétiques. Certains représentent peut-être des types floraux angiospermiens issus de Gymnospermes, — nous pensons en particu-

(1) N'ont pas été classées : Garryales, Batidales, Platanales, difficiles à rattacher à une souche précise.

Les Monocotylédones sont indiquées comme formant un groupe séparé.

lier aux groupes 1, 2 et 5, — alors que d'autres seraient nés d'autres A. Mais ce sont ici de pures hypothèses.

Si nous essayons de concrétiser ces notions dans un schéma en le complétant par les autres ordres et en tenant compte à la fois des affinités établies et de la date probable ou constatée de leur apparition, on est conduit à la représentation donnée par la figure 446.

Ce tableau montre combien peu nombreuses sont nos certitudes en Systématique. Les rapports entre tous les groupes très anciens sont très difficiles à préciser, et nous ne sommes même pas sûrs que des ordres supposés récents le soient réellement; mais ne vaut-il pas mieux reconnaître notre ignorance que nous fier à des arbres généalogiques parfaits, mais trompeurs ?

Notre Systématique a le grand défaut d'établir ses lignées de parenté avec une attention toujours centrée sur un petit nombre de caractères considérés comme essentiels depuis la promulgation du dogme de la subordination des caractères habituellement tirés des organes reproducteurs, c'est-à-dire, chez les A., de la fleur. Or, la filiation des modifications des organes, telle que nous l'admettons dans la Systématique, est, le plus souvent, hypothétique. De plus, la phylogénèse n'a pas toujours porté sur un seul organe; elle a pu se dérouler sur un front de caractères \pm étendus et \pm divers, et avec un résultat très variable, certains caractères s'étant modifiés plus que d'autres. Elle a aussi pu mettre en jeu des combinaisons diverses de caractères, c'est-à-dire pas toujours les mêmes. Enfin, la descendance a pu recevoir des traits que nous considérons comme plus primitifs que ceux du départ et être marquée ainsi d'une « régression » morphologique. C'est la phylogénèse que nous appelons, à tort, à rebours. C'est ainsi que, dans la Systématique classique, nous considérons toujours que les formes inférovariées sont issues de types à ovaire supère, alors que la paléontologie semble nous prouver — au moins pour certains cas — l'inverse.

Seule la filiation véritable est la base sûre d'une Systématique exprimant les rapports réels. Nous sommes donc encore très loin de la classification naturelle, si jamais ce but pourra être atteint. Le rôle de la paléontologie dans cette recherche est — en tous cas — capital.

Si fragmentaires que soient ces données, elles ont la vertu de nous montrer l'état actuel de nos connaissances et les énormes progrès qui restent à faire pour arriver à la classification naturelle recherchée depuis plusieurs siècles.

VII

VUE D'ENSEMBLE SUR LE DÉVELOPPEMENT DES TYPES DE VÉGÉTATION ET DES FLORES DANS LE TEMPS

Les flores précambrienne et cambrienne.

L'apparition de la vie se perd dans la nuit des temps. Déjà le Précambrien était certainement peuplé d'organismes, mais nous n'en connaissons presque rien. Les dépôts de houille algonkienne et certaines roches sédimentaires encore plus anciennes ont probablement une origine végétale comme ceux des périodes postérieures; ils sont sans doute les témoins de la vie la plus ancienne du globe (1).

Cette toute première flore précambrienne était sûrement très primitive et formée exclusivement de Thallophytes inférieurs, tels que les Schizophytes. On en connaît très peu de restes. Le seul végétal supérieur de cette période a été décrit en 1924 par KRAÜSEL, sous le nom d'*Archaeoxylon Krasseri*, mais ces restes, rapprochés de bois de Conifères, sont très mal conservés et l'âge précambrien des couches n'a pas été prouvé.

Au Cambrien, la flore était probablement un peu plus diversifiée qu'au Précambrien. On y a reconnu avec certitude des Oscillaires (*Girvanella*) et d'autres Schizophytes encore mal connus, tels *Epi-phyton*, *Marpolia*.

On a aussi identifié, dans le Cambrien, des Flagellés Coccolithophoridés et un certain nombre d'Algues à affinités inconnues (*Confervites*, *Morania*, *Yuknessia*, *Waputikia*, etc...). Certaines de ces Algues

(1) Tous les dépôts très anciens de carbone ne sont pas d'origine organique. C'est le cas, par exemple, du graphite de Ceylan (cf. SEWARD).

ont été considérées comme des Chlorophycées et des Rhodophycées.

Enfin, récemment (1937), DARRAH a identifié, dans le Cambrien sup. de Suède, des spores tétraédriques cutinisées. On ignore tout des plantes qui formaient ces spores, mais il est possible qu'elles aient appartenu à des Psilophytinées très primitives ou à des Nématophytes.

En résumé, la flore du Cambrien est encore très primitive, réduite à des Algues. Peut-être les plantes vasculaires ont-elles déjà existé, mais sous forme de types thalloïdes encore peu différents des Algues.

La flore silurienne.

Au Silurien, nous assistons à une grande diversification des Algues, en même temps qu'apparaît, vers la fin de la période, la première flore vasculaire terrestre.

Parmi les Algues, nous notons :

1° Des Schizophytes, Bactéries et Cyanophycées (Oscillatoriacées : *Girvanella*) et un groupe aujourd'hui éteint : les Protophycées (*Glæocapsomorpha*).

2° Des Flagellés.

3° Des Chlorophycées, parmi lesquelles nous trouvons, dès le Silurien inf., des Codiacées (*Palaeoporella*, *Dimorphosiphon*) et des Dasycladacées (*Rhabdoporella*, *Vermiporella*, *Dasyoporella*, *Cyclocrinus*, *Mastopora*, *Primocorallina*, etc., tous genres éteints), et aussi des Rhodophycées (*Delesserites* et *Solenopora*).

4° Des Algues (?) énigmatiques, telles le g. *Pachythea*.

C'est aussi au Silurien que nous retrouvons la première trace certaine de Champignons (*Phycomycètes*). Enfin, apparaissent les premières plantes vasculaires actuellement connues : Nématophytes, Psilophytinées, et Lycopodinées, ces dernières ayant encore des représentants dans la flore actuelle.

Les Lycopodinées sont *Baragwanathia longifolia* et *Drepanophycus spinaeformis* ; ils sont accompagnés de Psilophytinées (*Hostimella*, *Haliserites*, *Zosterophyllum*) et surtout des genres *Yarravia* et *Hedelia*. La position systématique de ces deux derniers genres reste discutée, mais il s'agit vraisemblablement encore de Psilophytinées et non de Ptéridospermées.

Ce bref aperçu montre qu'au Silurien sup. le monde végétal était déjà très diversifié. Presque tous les grands groupes de Thallophytes y ont été trouvés. On remarque l'absence de Charophytes, de Phéophycées, de Lichens.

L'origine algale des plantes vasculaires les plus anciennes paraît hors de doute, et leur diversité d'emblée semble indiquer qu'elles ont été différenciées à partir de plusieurs souches d'Algues Chlorophycées.

La flore dévonienne.

La flore dévonienne s'est épanouie aux dépens des éléments floristiques légués par le Silurien.

Cette époque est caractérisée par l'épanouissement et la disparition des Psilophytinées, par l'ascension des Lycopodinées, par l'apparition des Charophytes, des Articulées, des Filicinées et des plantes à ovules sous forme de Préphanérogames.

A la fin du Dévonien, toutes les souches du monde végétal moderne existaient déjà. Seuls les Bryophytes et les Lichens n'y ont pas encore été trouvés.

La flore des Thallophytes dévonienne est caractérisée par la rareté des Dasycladacées (1), par des Algues (?) curieuses comme les *Parka*, *Thammodadus* et *Pachytheca*. On a signalé des Champignons mycorhiziens.

Les Charophytes dévoniens appartiennent à des types éteints, différents des actuels (*Palaeonitella*, *Trochiliscus*). Il est possible qu'existaient, dès le Dévonien, des Charophytes identiques aux formes actuelles.

La flore vasculaire se développe beaucoup; elle est très différente dans les trois étages de la période.

La flore du Dévonien inf. se rattache directement à celle du Silurien sup. Elle est surtout composée de Psilophytinées (*Hornea*, *Rhynia*, *Sporogonites*, *Zosterophyllum*, *Asteroxylon*). Avec eux, vivent des Nématophytes (*Prototaxites*) et des végétaux vasculaires plus évolués, tels *Drepanophycus*, *Protolpidodendron*. Jusqu'à ce jour, on n'a identifié ni Articulée, ni Filicinée certaine dans le Dévonien inf. (2).

La flore du Dévonien moyen est encore riche en Psilophytinées. Les végétaux vasculaires supérieurs prennent une place plus importante qu'au Dévonien inf. Il y a des Lycopodinées (*Protolpidodendron*, *Lycopodites*), des Filicinées primitives, groupe qui apparaît pour la première fois sous forme de Cladoxylales et d'Iridoptéridales, les premières Articulées (*Hymenia*, *Calamophyton*), des bois appelés *Callixylon*, *Dadoxylon* (*D. Hendricksi*), *Palaeopitys*, qui sont des restes de Ptéridospermées ou de Cordaïtales, c'est-à-dire de plantes à ovules, des plantes vasculaires encore mal connues, telles que *Protopteridium*, *Aneurophyton*, *Barrandeina*, *Duisbergia*.

Cet aperçu nous montre que le Dévonien moyen comptait, dans sa

(1) On n'a pas encore trouvé ces Algues dans le Dévonien, mais elles existaient au Silurien et au Carbonifère.

(2) Mais on y a trouvé le genre *Psygmodiphyllum* attribué, avec doute, aux Ginkgoales.

flore, des représentants de tous les grands groupes de végétaux vasculaires : Lycopodinéés, Articulées, Filicinées, Préphanérogames.

Le Dévonien sup. a une flore qui est en contraste saisissant avec les flores plus jeunes. L'absence, jusqu'à ce jour totale, de Psilophytes certaines et l'existence de Préphanérogames typiques variées en sont les principaux caractères.

La flore du Dévonien sup. est composée de Lycopodinéés, Articulées, Filicinées et Préphanérogames, peut-être même de Gymnospermes.

Parmi les Lycopodinéés, il y a les genres *Protol epidodendron*, *Cyclostigma*, des Lépidodendracées (*Lepidodendron*, *Leptophloeum*, etc.), et des Bothrodendracées.

Les Articulées sont représentées dans le Dévonien sup. par *Pseudobornia* et par des *Sphenophyllum*.

Les Filicinées supradévoniennes sont les genres *Iridopteris*, *Asteropteris*, *Cladoxylon*, *Pietzchia*, *Cephalotheca*, *Archaeopteris* (Fougère hétérosporee).

Les végétaux supradévoniens à ovules sont des Ptéridospermées *Eospermatopteris*, *Calamopitys*, *Cephalopteris*, *Protopitys*, certains *Sphenopteridium* et *Sphenopteris*, des Cordaïtales (*Callixylon*, *Dadoxylon*), une Ginkgoale présumée, *Psymphyllum*.

Nous voyons, enfin, au Dévonien, les premiers végétaux ligneux (*Psymphyllum* sp., *Palaeopitys*, *Aneurophyton*, *Calamophyton*...).

*
**

Un coup d'œil rétrospectif sur la flore dévonienne montre que l'étape franchie par le monde végétal pendant cette période a été capitale. C'est pendant le Dévonien que tous les types d'organisation fondamentaux vasculaires se sont différenciés. Au début de la période, la flore vasculaire est encore très archaïque et sans liens apparents avec les types actuels, alors qu'au Dévonien sup. nous pouvons déjà reconnaître les types qui annoncent le monde végétal moderne.

Le Dévonien sup. marque la naissance de la flore qui peuple encore aujourd'hui le monde, et l'on peut dire que cette époque a été la plus importante que le monde des plantes ait parcourue depuis ses origines. A la fin du Dévonien, toutes les potentialités morphologiques essentielles étaient libérées, puisque l'ovule existait déjà et peut-être même la graine, si certains restes sont vraiment des Gymnospermes, comme on le pense (*Psymphyllum*).

L'examen de cette flore montre aussi la prodigieuse plasticité des Psilophytinées, véritables types biologiques généraux ayant formé, dès le Dévonien moyen, les types d'organisation essentiels, les thèmes fondamentaux de la morphologie végétale, dont toutes les combinaisons ultérieures ne sont que des variations.

Les discussions dont certains genres ont été ou sont encore l'objet, tels *Aneurophyton* (Ptéridospermée ou Psilophytinée), *Archaeopteris* (Ptéridospermée ou Fougère), *Protopteridium* (Psilophytinée ou Fougère ou Ptéridospermée), *Palaeopitys* (Ptéridospermée ou Filicinée), etc., montrent bien que les grands phylums vasculaires sont issus d'un creuset commun, celui des Psilophytinées, dépositaires de toutes les grandes tendances qui se sont fait jour au cours du Dévonien.

Quels temps prodigieusement longs pour l'élaboration des types morphologiques, puisqu'il a fallu, à l'évaluation actuelle, 1.300 millions d'années pour les former et que, depuis le Dévonien, c'est-à-dire depuis environ 400 millions d'années, aucun type fondamentalement nouveau n'a fait son apparition ! Seule la graine manque avec certitude. Une fois là — et elle ne tardera pas à faire son apparition — la phanérogamie typique sera réalisée. Celle-ci tentera, dès le Carbonifère, des essais d'angiospermie (*Lepidocarpon*).

Parmi toutes les lignées nées des Psilophytinées, il n'y en a qu'une seule qui ait eu assez de souffle pour venir jusqu'à nous sans cesser de s'épanouir et de se développer au sens phylétique du mot, celle des plantes à ovules, c'est-à-dire celle dont les membres ont pu unir très étroitement les deux tronçons de leur cycle ontogénique. Toutes les autres lignées de plantes vasculaires sont actuellement sur le déclin ou ont disparu depuis longtemps. Certes, les Fougères leptosporangées paraissent encore aujourd'hui en plein épanouissement, mais leur diversification ne dépasse pas les limites de leur type d'organisation, et elles ont été phylogénétiquement impuissantes.

Le fait de pouvoir disséminer des ovules bien protégés et bientôt des graines, c'est-à-dire des plantules, à la place des macrospores ou des prothalles, a dû être un grand avantage dans la concurrence vitale et une cause du « succès » de la lignée qui eut le pouvoir de former la graine. Il est certainement très remarquable que le type morphologique de plante à ovules est celui qui, sans cesser de s'épanouir et de se diversifier, a vaincu tous les obstacles que les vicissitudes géologiques du globe ont pu opposer au monde vivant depuis le Dévonien.

La flore anthracolithique

(PERMO-CARBONIFÈRE).

La période anthracolithique est l'une des plus brillantes de l'histoire du monde végétal. Elle marque l'apogée des Cryptogames vasculaires. A aucun autre moment, cet embranchement n'a été plus nombreux et plus varié. Les immenses dépôts de houille permettent d'imaginer la prodigieuse vigueur de la flore anthracolithique, au moins dans les

stations humides que constituaient les lagunes houillères, et il n'est guère probable que les surfaces non marécageuses aient été nues. Les régions où se trouvaient les vastes territoires marécageux supposaient un climat pluvieux, en tous cas très humide, dont les effets ont dû se faire sentir également bien au delà de l'aire des marais. La terre ferme, les montagnes ont donc probablement été couvertes de végétation partout où l'humidité était suffisante.

Tous les groupes de Cryptogames vasculaires anthracolithiques sont très variés. Les Lycopodinéés sont représentées par un grand nombre de Lépidodendracées, par les Sigillariacées, les Bothrodendracées, les Lépidospermales (*Lepidocarpon*, *Miadesmia*, *Selaginellites*), si intéressantes par leur structure et la tendance de certaines à former un ovule et même une graine (*Lepidocarpon*).

Les Articulées étaient représentées par beaucoup de Sphénophyllales, par les Cheirostrobales, les Tristachyaes, groupes entièrement éteints, n'ayant pas dépassé l'Anthracolithique, et par un très grand nombre d'Equisétales auxquelles appartiennent les Astérocalamitacées, les Calamitacées à feuillage connu sous le nom d'*Annularia*, les Equisétacées, les *Schizoneura*, *Phyllothea* et *Equisetites*..... Ces derniers sont les ancêtres directs de nos Prêles actuelles. Les *Equisetum* de notre flore contemporaine sont les derniers et seuls survivants de la Classe des Articulées, si puissante à l'époque anthracolithique, jusqu'au début du Permien.

Les Nœggerathiales sont presque toutes du Permo-Carbonifère.

Les Filicinées étaient également très nombreuses. L'important groupe des Phyllophorales est presque entièrement anthracolithique ; il n'a pas dépassé le Permien inf. Les Inversicaténales sont également toutes anthracolithiques, et les Marattiales étaient à leur apogée. Enfin, nous y trouvons des Osmondales et des Fougères leptosporangiées : les Gleicheniacées et peut-être déjà les Hyménophyllacées.

Les temps post-carbonifères n'ont presque plus rien apporté de nouveau en matière de Cryptogames vasculaires, sauf les Ophioglossales, groupe connu seulement depuis le Tertiaire, mais qui est certainement beaucoup plus ancien.

Au moment où ces Cryptogames vasculaires atteignaient leur apogée, les phylums à ovules se sont également puissamment développés. Les Ptéridospermées et Cordaitales sont surtout anthracolithiques et occupent une place très importante dans les houilles. Parmi les Phanérogames, les Ginkgoales étaient nombreuses. Enfin, dès le Carbonifère moyen, apparaissent d'authentiques Conifères (*Lebachia*) ; ils sont bien représentés dès le Stéphanien.

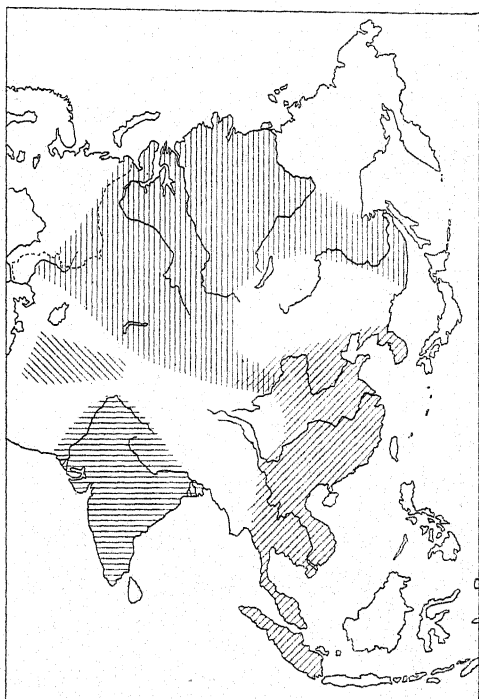
Parmi les végétaux non vasculaires anthracolithiques, retenons que les Bryophytes les plus anciennes connues ont été trouvées dans le

Carbonifère inf. Les Lichens remontent peut-être aussi à cette époque.

Pendant l'Anthracolithique, nous observons, pour la première fois, des empires floristiques, c'est-à-dire de grands territoires floristiques contrastant avec les flores en apparence uniformes des ères antérieures. Il n'y aura, à partir de ce moment, plus jamais une flore uniforme sur le globe. Dès le début de l'Anthracolithique, il y a au moins deux empires, l'un septentrional, l'autre méridional dont le trait différentiel réside surtout dans la flore de *Lycopodiées* arborescentes (*Lépidodendracées*) et de *Conifères*. L'empire nordique possède comme *Conifères* les g. *Lebachia* et *Ernestiodendron*, genres totalement absents de l'hémisphère Sud ; en revanche, il y a ici les *Paranocladus*, *Walkomiella* et *Buriadia*.

A la fin du Carbonifère, à partir du Stéphanien et jusqu'au début du Trias, on peut distinguer quatre provinces floristiques (fig. 447) :

1° *Arctocarbonifère*, ou *euraméricaine*, ou *nordique* comprenant l'Europe jusqu'à l'Oural - Perse - Turkestan russe, et l'Est des Etats-







-  Flore à *Glossopteris*.
-  » d'Angara.
-  » euraméricaine.
-  » cathaysienne.

FIG. 447. — Les empires floristiques à la fin du Carbonifère en Asie orientale (d'après HALLE).

Unis, caractérisée par des *Calamites*, *Lépidodendracées*, *Sigillariacées*, *Bothrodendracées*, *Cheirostrobales*, *Zygoptéridales*, *Inversicaténales*, des *Pecopteris*, *Alethopteris*, *Callipteris*, *Médullosacées*, *Mariopteris*, des *Cordaïtes*, des *Ginkgoales* et des *Conifères* spéciaux (*Lebachia*, *Ernestiodendron*), etc...

2° *Sibérienne* (Angara-Kusnetz), de l'Oural au Pacifique, bien représentée par la flore du bassin de Kusnetz. Cette flore peut être appelée brièvement une flore arcto-carbonifère avec éléments gondwaniens, bien que le fond dominant ne soit pas typiquement nordique, car les Calamites, Lépidodendracées, Sigillaires, Bothrodendracées, Zygoptéridales, manquent ou sont rares. Par contre, il y a des *Gangamopteris*, *Glossopteris*, *Neuropteridium* (Ptéridospermées), *Schizoneura*, *Phyllothea*.

3° *Cathaysienne* s'étendant sur la Chine orientale, l'Indochine, la Malaisie et Sumatra d'une part, et en Amérique du N. (Texas, Colorado, Oklahoma) d'autre part, caractérisée par la rareté relative des Lycopodes, des Sigillaires et des Calamites, par les *Lobatannularia* (Equisétale anisophylle), *Chansithea* (Fougère voisine d'*Oligocarpia*), des Ptéridospermées spéciales (*Emplectopteris*, *Nystræmia*, *Chiropteris*, *Protoblechnum* et surtout *Gigantopteris nicotianaefolia*), des *Tingia* (Noëggérathiales), *Pecopteris*, *Sphenopteris* et *Taeniopteris* spéciaux.

4° *Gondwanienne* occupant le continent austral, gondwanien (Am. Sud, Afrique, Inde, Australie), à *Phyllothea*, *Schizoneura*, avec rareté ou absence de Lépidodendrons, de Calamites et de Zygoptéridales, et présence de Ptéridospermées (*Gangamopteris*, *Glossopteris*) et de Conifères (*Wolkomiella*, *Buriadia*) spéciaux. Le territoire de la flore gondwanienne est le plus individualisé, le plus fermé de tous.

La flore anthracolithique de Sumatra ressemble, malgré la présence d'espèces cathaysiennes caractéristiques, beaucoup plus à celle de l'Euramérique qu'à celle de la Chine, et ses espèces de *Gigantopteris* sont intermédiaires entre celles de la Chine-Corée et les G. américains. Elle établit donc la liaison entre la flore euraméricaine et celle de la Chine. Or, la flore de Sumatra est certainement stéphanienne, plus âgée que celle de Corée, laquelle est d'âge permien. On peut en conclure que l'influence européenne était, à la fin du Carbonifère, plus forte à Sumatra et qu'elle se serait affaiblie avec le temps pour devenir franchement cathaysienne, comme en Corée et en Chine.

Il n'y a pas trace de flore à *Glossopteris* à Sumatra, de sorte qu'à la flore cathaysienne du début, a dû y succéder non pas une flore gondwanienne, mais de Chine-Corée.

Nous sommes ici en présence d'un magnifique exemple de différenciation d'empires floristiques au cours des temps: nous voyons la flore de l'hémisphère boréal ou plutôt non gondwanienne, probablement assez uniforme au Carbonifère moyen, se singulariser au Stéphanien en Asie-Orientale et en Amérique du Nord, différenciation qui s'est accentuée au Permien et a abouti à la formation de deux empires très nets: l'euraméricain proprement dit et l'américain-asiatique ou Cathaysien.

La flore triasique.

Le monde végétal triasique est caractérisé par un appauvrissement considérable lié probablement aux conditions climatiques qui régnèrent à cette époque sur de très vastes surfaces du globe. Il a néanmoins continué sa diversification systématique.

Parmi les Cryptogames vasculaires, les Lycopodinéés ont presque totalement disparu. On ne note que quelques rares représentants, parmi lesquels le g. *Pleuromeia* est le plus notoire. Les Equisétales ne comptent plus de *Calamites* ; seuls survivent des *Equisetites*, *Schizoneura* et *Neocalamites*. Parmi les Filicinéés, les Marattiales sont déjà sur leur déclin ; les Osmondales ont dû exister, mais on ne les y a pas encore découvertes ; les Phyllophorales et les Inversicaténales sont éteintes. Seules les Fougères leptosporangiées se développent. On y note des Schizéacées, Gleichéniacées (*Gleichenites*), Diptéridacées (*Clathropteris*, *Camptopteris*...).

Les Préphanérogames triasiques sont peu nombreuses. Elles sont représentées par des Ptéridospermées particulières, les Peltaspermacées (*Lepidopteris*), Corystospermacées, Caytoniales, le g. *Thinnfeldia*. Il n'y a plus de Cordaïtales. Les Nilssoniales apparaissent, ainsi que les premières Cycadales certaines (*Lepatocyclotes*, *Zamioidea*, *Moltenia*, *Dioonitocarpidium*, etc.). Les Ginkgoales et Conifères se diversifient, ainsi que les Bennettitales.

Parmi la flore non vasculaire, retenons une grande diversité de Dasycladacées, principalement des Teutloporellées et des Diploporées.

La flore jurassique.

La flore jurassique est marquée par l'accentuation des tendances phylétiques que nous avons vues au Trias. Les Cryptogames vasculaires, sauf les Filicales leptosporangiées, continuent à décliner. Parmi les Lycopodinéés et Articulées, un seul type rappelant les genres paléozoïques vit encore, le g. *Neocalamites*. Parmi les Préphanérogames, existent encore quelques Ptéridospermées (Caytoniales et des *Thinnfeldia*).

Les Fougères leptosporangiées sont très nombreuses et représentées par beaucoup de types actuellement reliques ou éteints : Schizéacées (*Klukia*), Matoniacées (*Laccopteris*), Loxsomacées (*Stachypteris*), Dicksoniacées (*Thyrsopteris*, *Alsophilites*), Diptéridacées (*Haussmannia*, *Thaumatopteris*, *Dictyophyllum*, *Camptopteris*, etc...). Les Polypodiacées commencent (*Davallia*, *Adiantum*, *Polypodium*).

Les Osmondales sont bien représentées.

Mais le Jurassique est, avant tout, l'ère des Gymnospermes. Tous les groupes sont représentés. Les Cycadales sont à leur apogée et les Ben-

nettitaies se multiplient pour devenir, à la fin de l'ère et au début du Crétacé, le groupe végétal le plus nombreux. WIELAND a estimé leur nombre à 30-40.000 espèces, mais ce nombre n'est basé sur rien de précis quand on pense à ce qu'on appelle espèce en paléontologie.

Les Ginkgoales sont au sommet de leur développement. Les Nilssoniales existent encore.

Les Conifères règnent avec les Bennettitaies. Un grand nombre de genres ont vécu au Jurassique ou sont connus depuis cette date : *Araucaria*, *Sciadopitytes*, *Palaeocyparis*, cf. *Widdringtonites*, *Acropyle*, des Podocarpacees et des groupes éteints, comme les Cheirolépidaées.

Enfin, le Jurassique a vu éclore les premières Angiospermes. Elles sont encore très peu nombreuses ; on a reconnu des restes ressemblant à des Palmiers, à des Artocarpacees et à des Cypéracées.

La flore jurassique, contrairement à ce que l'on a longtemps pensé, n'est pas uniformément dispersée sur le globe. Les Conifères à eux seuls permettent de distinguer au moins une flore septentrionale et une flore australe.

Les flores crétacées et postérieures.

La flore crétacée est, à ses débuts (Wealdien), typiquement jurassique ; mais très rapidement, dès le Crétacé inf., apparaissent une foule d'Angiospermes. Ceux-ci vont conquérir en très peu de temps la première place aux dépens des Gymnospermes déclinantes. Les Ptéridospermées ont disparu complètement dès le début de l'ère. Les Bennettitaies, encore à leur apogée au début du Crétacé, et les Nilssoniales n'atteignent pas la fin du Crétacé. Les Cycadales, ainsi que les Conifères, très nombreuses encore au début de la période, fondent rapidement. Ces deux derniers groupes, au début du Tertiaire, faisaient déjà figure de survivants.

Parmi les Cryptogames vasculaires, seules les Fougères leptosporangées comptent. Les Polypodiacees se diversifient beaucoup.

Les Angiospermes se sont multipliées et développées avec une rapidité foudroyante. Dès l'Albien, la flore de l'Amérique du N. compte 30 % d'Angiospermes et celle du Portugal 35 %. Nous avons donné (p. 421) une liste des principaux groupes d'Angiospermes crétacées connues. Les Angiospermes dominent dans le monde végétal actuel. Dès le milieu du Crétacé, la flore avait une physionomie « actuelle » et les principales vicissitudes ultérieures qu'elle a subies ont été dues beaucoup moins à des modifications phylétiques qu'à des phénomènes cosmiques et géographiques qui feront l'objet du chapitre suivant.

**

Si nous jetons un regard rétrospectif sur le développement des flores au cours des temps, nous pouvons distinguer quatre époques dans l'histoire des végétaux :

1° L'ère des Thallophytes, de la naissance de la vie au Silurien sup.

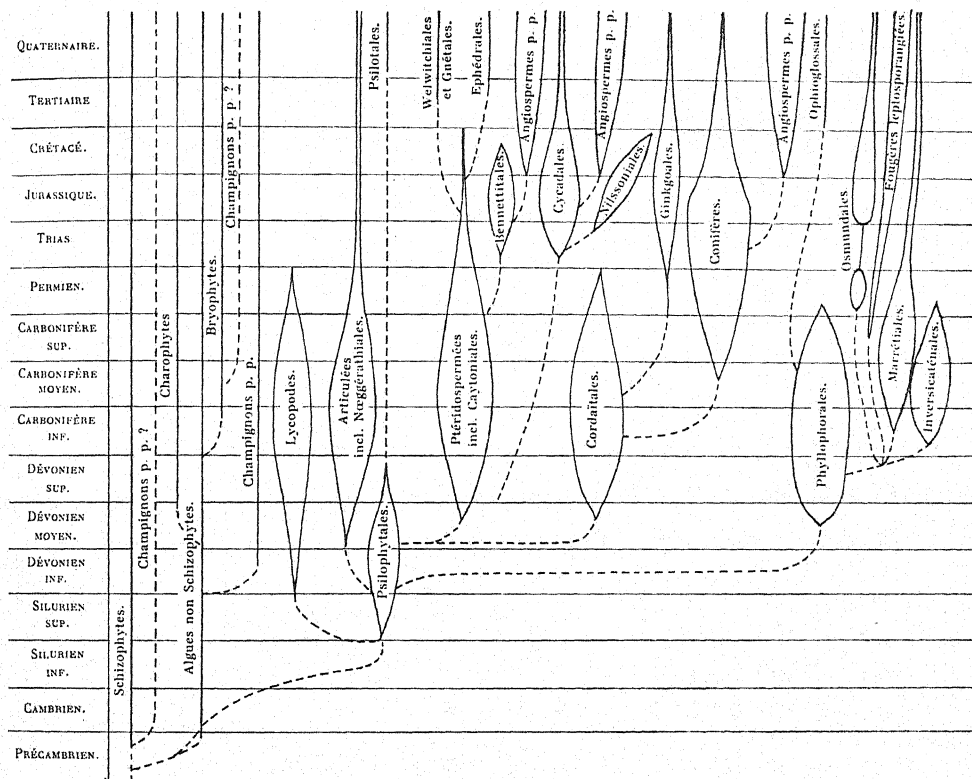


Fig. 448. — Rapports phylétiques supposés entre les groupes végétaux.

Remarques : Les Lichens, organismes doubles, n'ont pas été inscrits; ils ne sont connus que depuis le Tertiaire, mais leur formation a été possible dès que les Algues et Champignons nécessaires ont existé.

Le tracé des traits interrompus indique seulement les liens de parenté supposés, non une époque de différenciation du phylum.

2° L'ère des Cryptogames vasculaires et des Préphanérogames.

a) L'ère des Psilophytinées, du Silurien sup. au Dévonien moyen;

b) L'ère des Cryptogames vasculaires proprement dites et des Préphanérogames, du Dévonien sup. au Permien.

3° L'ère des Gymnospermes, du Permo-Trias au début du Crétacé inf.

4° L'ère des Angiospermes, à partir du Crétacé inf.

Le tableau ci-joint (fig. 448) montre les rapports phylétiques entre les grandes lignées de plantes et leur succession dans le temps. Pour la discussion, on se reportera aux chapitres qui traitent des divers groupes végétaux.

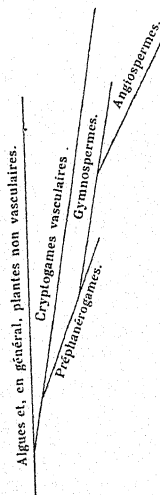


FIG. 449.

Schéma montrant les rapports entre grands groupes végétaux.

**

Les pages qui précèdent ont donné un court aperçu sur la succession chronologique des flores. Le fait le plus important qui s'en dégage est la succession des grands types d'organisation reconnus depuis longtemps : Thallophytes, Cryptogames vasculaires, Préphanérogames, Gymnospermes, Angiospermes. Les découvertes nouvelles n'ont pas modifié l'ordre d'apparition des divers groupes. Ce seul fait est la démonstration de ce que le monde végétal a suivi une différenciation progressive, concrétisée par ces unités systématiques qui se succèdent dans le temps : les grands embranchements du règne végétal marquent les étapes morphologiques parcourues au cours des siècles. L'élaboration des types d'organisation supérieurs est, de toute évidence, un fruit des temps. De nombreux « essais » morphologiques de construction de l'ovule ont été faits au cours des ères géo-

logiques, mais il est intéressant de constater que seules quelques lignées issues des Psilophytinées — celles qui sont devenues les Préphanérogames — ont réussi pleinement ce tour de force.

Les souches, en émettant les lignées, n'ont pas toujours disparu, ne se sont pas toujours dissoutes, en quelque sorte, dans les formes nouvelles. A chaque pas en avant, elles laissaient généralement un « résidu » qui a conservé sa nature primitive et continué à se diversifier plus ou moins à l'intérieur de ses propres limites morphologiques. Certains de ces « résidus » de lignées sont venus jusqu'à nous, et c'est pour cette raison que le monde végétal actuel est composé de Thallophytes, de Cryptogames vasculaires, de Gymnospermes et d'Angiospermes. D'autres, telles les Pteridospermées et les Cordaitales, ont disparu depuis longtemps. Toutes disparaîtront après un temps plus ou moins long, et les Angiospermes, maîtresses du globe depuis le Crétacé, seront un jour, elles aussi, des reliques (fig. 449).

Ce monde nouveau s'élabore sans doute déjà sous nos yeux au

milieu des Angiospermes actuelles, mais rien ne permet de le reconnaître.

Le développement et la diversification systématique du monde végétal se présentent comme une propriété qu'avait la matière vivante primordiale, dès l'origine, comme l'individu possède, dès l'œuf, toutes les qualités qui caractériseront l'individu adulte. La vie s'est développée ainsi, comme une plaque photographique sur laquelle on ne voit, au début, que des ombres, mais qui laisse apparaître, avec la durée du bain, personnages, arbres, eaux, montagnes... avec tous leurs détails.

On sait que les anciennes manières de voir admettaient la dépendance des principaux types systématiques de certaines conditions externes, en particulier climatiques. L'apparition des végétaux vasculaires aurait été conditionnée par le retrait des mers, celle des Phanérogames par la sécheresse de l'air nécessitant la protection des gamètes. L'abondance des Fougères aux temps paléozoïques a été souvent interprétée comme produit d'un climat humide et chaud.

Ce sont là des hypothèses qui ont dû être abandonnées. Le milieu n'exerce aucune influence sur le type d'organisation général.

Certes, il est indispensable que la plante, pour pouvoir vivre, s'insère parfaitement dans le milieu dont elle devient ainsi le miroir, mais le milieu n'en a pas déterminé le type formel. Les faits plaident pour le développement phylétique du monde végétal en toute indépendance du milieu. Celui-ci a simplement réglé la distribution géographique des espèces suivant leurs aptitudes biologiques. Il fait le tri géographique, qui est exprimé par les migrations des flores.

On connaît même de nombreux cas de désaccord profond entre la forme et le milieu, entre la périodicité biologique et la succession des saisons. L'Epicéa et le Sapin ont une structure nettement xérophile; ils vivent dans nos montagnes très arrosées. Les Salicornes, *Ulex europaeus* (MANGENOT *in litt.*), à formes très xérophiles, ont un régime hydrique de plantes hygrophiles. *Erica arborea* et *E. scoparia*, de structure xérophile, sont biologiquement presque mésophiles (J. GIROUX). Les Cordaïtales, les Palmiers à grandes feuilles ont des structures xérophiles, quel que soit ou ait été leur habitat. Les zones d'accroissement des bois ne sont pas toujours forcément liées à un milieu saisonnier. Les végétaux toujours verts sont réputés méditerranéens; or, il y a des Hêtres toujours verts en Amérique du Sud antarctique.

La périodicité des Mousses et des Algues est complètement indépendante de la succession des saisons (HAGERUP, FELDMANN).

La forme n'est donc pas tout; il y a surtout le protoplasme avec ses qualités propres.

Les étapes du développement du monde végétal sont en faveur de l'hypothèse, déjà maintes fois formulée, que la vie végétale est née dans l'eau, ou plus exactement, dans un milieu riche en eau. Cette eau a pu être marine ou douce. Comme il n'y a aucune raison d'exclure l'une ou l'autre, on peut aussi bien admettre que la vie est apparue simultanément sur de nombreux points du globe et non sur un seul.

Les premiers organismes vivants ont dû être très semblables, mais non point identiques (1), et cette isométrie biologique originelle a pu être l'origine de lignées parallèles. Elle expliquerait la diversité d'emblée que nous constatons dès les premiers temps et qui semble se répéter si fidèlement chaque fois qu'apparaît un groupe systématique nouveau important.

Le lent développement des potentialités de la matière vivante a conduit peu à peu à des formes comportant la division du travail, avec des organes spécialisés dans certaines fonctions, telles la reproduction, la circulation de la sève... Cette dernière a joué un rôle capital, car elle a permis aux végétaux de conquérir et de peupler les continents.

La première étape phylétique ainsi atteinte était celle des Cryptogames vasculaires. Ces végétaux sont issus de Thallophytes autotrophes divers de la riche flore éopaléozoïque ayant un cycle ontogénique semblable à celui que nous connaissons chez les représentants vivants des Cryptogames vasculaires. Ainsi s'explique la diversité originelle des premières plantes vasculaires, leur structure morphologique, leur apparition simultanée, géologiquement parlant, sur de nombreux points du globe, et la pauvreté systématique, c'est-à-dire l'homogénéité de la première flore vasculaire.

La diversification des flores, solidaire d'une diversification morphologique, est une question de temps. Celui-ci est nécessaire à la libération des potentialités biologiques; il intervient aussi par les conditions géographiques dont il est un élément essentiel, ici en établissant des liaisons continentales, là en détruisant des ponts ou en modifiant les climats, événements qui favorisent les mélanges des flores et, par conséquent, les croisements ou l'endémisme.

Nous avons dégagé ainsi une notion importante : celle que la composition systématique d'une flore est indépendante du milieu, en particulier du climat, et qu'elle dépend avant tout de son patrimoine héréditaire et, secondairement, des vicissitudes géographiques.

Cette conclusion a des conséquences intéressantes. En effet, pendant longtemps, on a estimé pouvoir tirer de l'existence de certains types systématiques fossiles dans une région donnée des indications sur le climat des

(1) Il suffit de rappeler la spécificité du protoplasme qui caractérise chaque individu.

temps passés. Les Palmiers (fig. 450) en sont l'exemple classique. Ces végétaux sont aujourd'hui cantonnés sous les latitudes basses et très rares dans la zone tempérée (*Chamaerops humilis*, *Trachycarpus excelsa*). La présence de Palmiers fossiles est généralement interprétée comme témoignant d'un climat chaud, intertropical ou, pour le moins, tempéré chaud. Or, *Ceroxylon andicola*, Palmier de l'Amérique du Sud, croît à une altitude de 5.400-9.000 pieds, c'est-à-dire à 1.800-3.000 m. (AL. DE HUMBOLDT). Le Palmier-nain (*Chamaerops humilis*) croît au Maroc jusqu'à l'altitude de 2.200 m. où il est régulièrement enneigé en hiver! Les Cactacées passent pour une famille de végétaux xérophiles et thermophiles. Or, il y a des Cactacées (*Pereskia*) qui atteignent, dans les Andes de Tacna, 2.700 m., c'est-à-dire la limite des neiges éternelles où elles constituent de vastes peuplements. Certains *Echinocactus*, *Mamillaria*, croissent au Mexique jusqu'à 3.500 m. Il y a des Cactacées qui ne prospèrent bien qu'à l'ombre.

Le genre *Cedrus* a été trouvé dans le Miocène de France et n'existe aujourd'hui

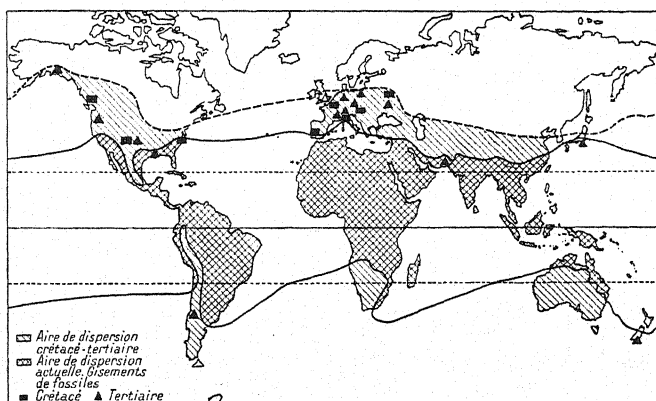


FIG. 450. — L'aire des Palmiers (d'après JOLEAUD).

d'hui que dans le bassin méditerranéen (Afrique du Nord, Chypre, Asie occidentale) et dans l'Himalaya occidental. C'est un résineux considéré comme typiquement méditerranéen. Or, l'exploration plus attentive de l'Himalaya occidental a montré que le Deodar (*Cedrus Deodara*) n'est pas spécifiquement lié à un climat du type méditerranéen, mais qu'il croît aussi bien sous un climat diamétralement opposé, le climat des moussons à pluies estivales massives et hivers secs. Par ailleurs, l'usage des Cèdres nord-africain et libanais dans nos plantations européennes a montré que ces espèces s'accommodent également parfaitement d'un climat très différent du climat de leur patrie actuelle; abandonnés à eux-mêmes, ils arrivent même à s'étendre et à se régénérer par graines et ne succombent parfois que par la concurrence d'espèces plus combattives. L'aire actuelle du Cèdre ayant été autrefois beaucoup plus vaste, il n'est donc pas permis d'en conclure que les régions où ce résineux a été trouvé fossile jouissaient, jadis, d'un climat méditerranéen. Le lieu de croissance de plantes fossiles a très bien pu se trouver sous un climat très différent de celui des survivants, comme le Deodar vit encore dans des conditions très diverses.

On connaît un assez grand nombre d'espèces ne se trouvant plus à l'état

spontané sous le climat de Montpellier, alors qu'elles y étaient au Quaternaire (tufs du Lez et de la Vis) et qu'elles sont cultivées dans les jardins de la France méridionale et y mûrissent leurs fruits sans redouter les variations climatiques, même les plus extrêmes, de la France méditerranéenne.

La diminution ou l'extension des aires est souvent fonction de l'aptitude de l'espèce considérée à l'occupation du sol, aptitude qui peut s'accroître et diminuer, ces groupes systématiques passant, comme les individus, par une phase marquée par la puissance optimale.

Voyons le cas des Graminées et des Composées. Ces deux familles peuplent aujourd'hui le monde entier, de pôle à pôle et du niveau de la mer aux plus hautes altitudes. Leur puissance géographique déclinerait certainement un jour, ce qui se traduirait d'abord par un morcellement de l'aire, puis par l'extinction progressive de tous les foyers. Si les derniers survivants existaient sous l'équateur, on serait tenté d'admettre que partout où l'on aurait trouvé des fossiles de ces végétaux, aurait régné un climat équatorial !

La disparition des *Eucalyptus* d'Europe ne peut être imputée sans réserves aux changements climatiques, puisqu'il existe, aujourd'hui encore, des espèces « alpines » en Australie, et que ce genre est encore actuellement parfaitement apte à vivre sous des climats très variés.

Welwitschia donne régulièrement beaucoup de graines fertiles et ne se propage néanmoins pas.

Le Chêne-vert (*Q. ilex*) vit sous le climat méditerranéen et sur les côtes humides de l'Atlantique.

Ces exemples montrent qu'une grande prudence est nécessaire lorsqu'on veut se servir de documents botaniques en paléoclimatologie, même lorsque la plante est connue à l'état fossile et vivant, comme c'est le cas, par exemple, pour le Chêne-vert.

Les documents paléobotaniques nous renseignent donc seulement sur les modifications de l'aire d'une espèce, sur la paléogéographie des continents, sur la destinée qu'a eue une espèce, un genre, ou toute autre unité systématique ; ils nous montrent que la réduction de l'aire géographique est un phénomène naturel inéluctable, puisque tout est appelé à disparaître pour faire place à un monde nouveau, mais ne permettent de tirer aucune conclusion d'ordre climatique. Certaines unités ont une longévité plus longue que d'autres, mais leur durée est néanmoins limitée. Le sort qui a été celui des groupes les plus puissants des temps passés, comme les Ptéridospermées, les Bennettiales, etc., est aussi celui des végétaux actuels, car la mort est nécessaire à la vie.

*
**

L'étude des *flores* reposerait, comme la Systématique, sur une base inébranlable, s'il était possible de connaître l'ascendance des éléments

qui les constituent. Là où les continents n'ont pas été troublés pendant longtemps, on pourrait vraisemblablement se faire, mieux qu'ailleurs, une idée de la succession des flores et de leur enchaînement systématique. Il y a, sur le globe, des régions qui sont terre ferme depuis les temps les plus reculés : l'Afrique centrale équatoriale, une partie de l'Amérique du Sud intertropicale et de l'Australie, le Canada, une partie de la Sibérie, etc., le sont depuis le Cambrien. La stabilité des régions équatoriales est particulièrement remarquable, parce que ces territoires n'ayant jamais été soumis, au moins depuis le Secondaire, à des perturbations importantes comme les zones polaires pendant le quaternaire, la flore a pu s'y développer librement et sans

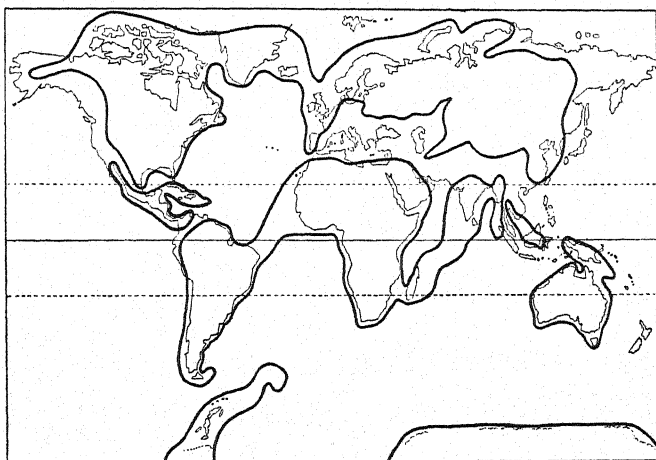


FIG. 451. — Continents du Trias moyen (d'après JOLEAUD).

interruption. La flore de ces régions est donc très riche. La grande diversité floristique n'est pas un effet du climat, mais de ce que ces zones sont restées ce qu'elles sont depuis des temps immémoriaux et qu'elles n'ont pas été touchées par les événements qui ont modifié si souvent et si profondément les autres parties du globe.

**

L'ascension des Angiospermes est parallèle à des phénomènes géologiques très importants.

Au Trias commence la grande transgression secondaire, qui réduira peu à peu les continents en îles (voir fig. 451-455). La transgression était maximale au Crétacé sup., c'est-à-dire à une époque où les Angiospermes étaient déjà très diversifiées.

Les Angiospermes sont nées pendant que se déroulaient ces phénomènes.

Les nombreux ordres qui existaient déjà au début du Crétacé et ont

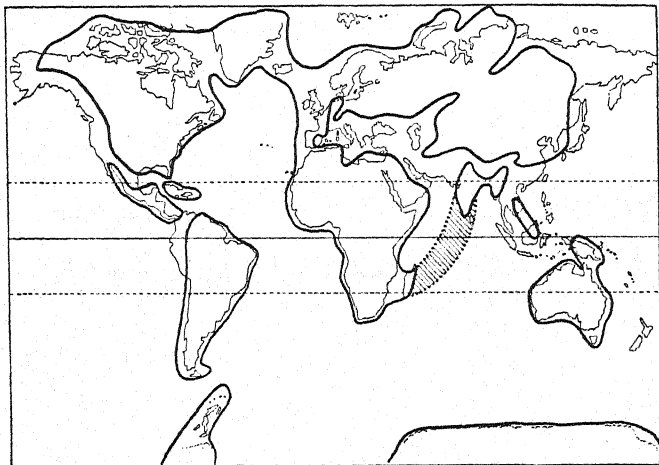


FIG. 452. — Continents triasiques (noriens);
en hachures : pont continental hypothétique (d'après JOLEAUD).

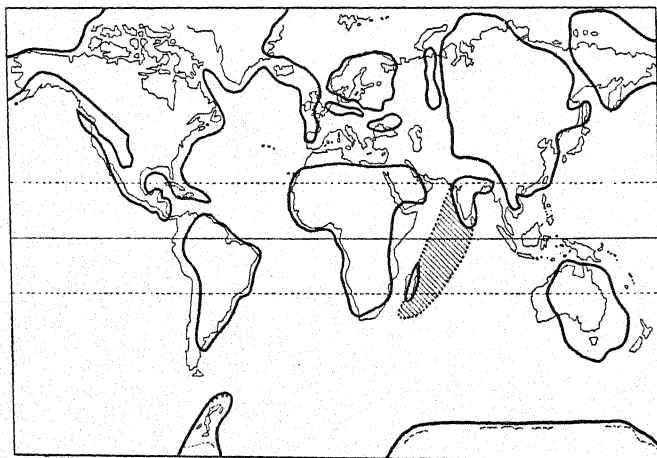


FIG. 453. — Continents jurassiques portlandiens;
en hachures : pont continental hypothétique (d'après JOLEAUD).

survécu sur les grandes îles, ont rayonné après le retrait des eaux, comme pour une véritable conquête.

Ces îles crétacées sont donc les berceaux des futurs empires floristiques actuels.

Les flores se sont diversifiées à partir du fond floral qui y existait et ont pris, peu à peu, leur physionomie par une lente élaboration d'un endémisme d'autant plus prononcé que le continent était plus isolé.

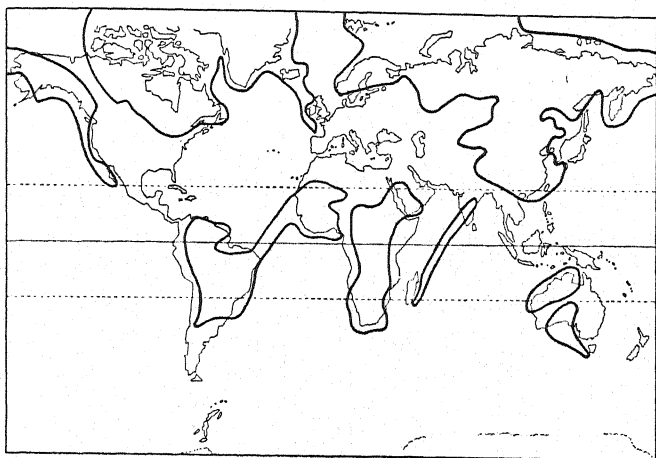


FIG. 454. — Continents du Crétacé supérieur (d'après JOLEAUD).

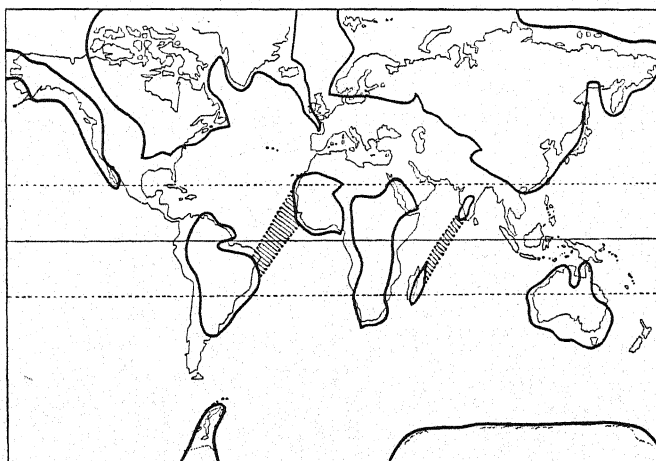


FIG. 455. — Continents du Crétacé supérieur;
en hachures : ponts continentaux (d'après JOLEAUD).

On peut ainsi admettre, sans trop d'hypothèse, qu'il existait, au Crétacé, au moins six Empires floristiques correspondant aux six grandes masses continentales émergeant, comme des îles, des océans transgressifs : Afrique centrale et australe, Inde-Madagascar, Amérique du S.,

Amérique du N., Scandinavie-Sibérie, Australie et Antarctique, héritiers des flores antécédentes. Ces grands ensembles floristiques ont naturellement continué à se développer phylétiquement quelles qu'aient été les vicissitudes climatiques. Celles-ci ont simplement déplacé certaines flores dans l'espace sans que le travail phylétique soit interrompu.

En Australie et sur les îles voisines se sont différenciées, par exemple, les familles suivantes depuis le Crétacé :

Corynocarpacées, aux dépens des Sapindales ou Célastrales ;

Stackhousiacées, aux dépens des Célastracées ;

Epacridacées, aux dépens des Ericacées ;

Petermanniacées, aux dépens des Liliacées-Smilacées ou des Dioscoréacées ;

Xanthorrhœacées, aux dépens des Liliacées.

En Afrique non méditerranéenne et Madagascar se sont différenciées, entre autres, les familles suivantes, à partir des types crétacés connus :

Scytopétalacées, issues des Tiliacées ;

Pandacées, issues des Célastrales ;

Oktoknématacées, issues des Santalales ;

Mélianthacées, issues des Sapindacées ;

Geissolomatacées, issues des Thymélacées ou Pénacées ;

Pénacées, issues des Thymélacées ;

Chlénacées, issues des Théales ;

Greyiacées, différenciées à partir des Cunoniacées (selon HUTCHINSON), et à partir des Sapindales (suivant BENTHAM et HOOKER, et ENGLER et PRANTL) ;

Myrothamnacées, différenciées des Hamamélidacées ;

Grubbiacées, différenciées des Santalales ;

Hétéropyxidacées, issues des Rhamnales.

Sur le continent Américain se sont différenciés entre autres :

Zone intertropicale :

Lacistémacées, issues des Pipérales ;

Marcgraviacées, issues des Théacées ;

Brunelliacées, famille-sœur des Cunoniacées et issue probablement d'elles ;

Cyrillacées, issues peut-être des Aquifoliacées ;

Quinacées, issues des Guttifères ;

Calycéracées (1), issues des Composées ;

Julianiacées, issues des Juglandacées.

Nord-américaines :

Batidacées, issues des Amaranthacées ou Chenopodiacées ;

(1) Cette famille n'est pas typiquement intertropicale, mais subtropicale et tempérée.

Crossosomatacées, issues des Dilléniacées ;

Lennoacées, issues des Ericacées.

Sud-américaines :

Myzodendracées, issues des Santalacées ;

Diclidanthéracées, issues des Styracacées ;

Lissocarpacées, issues des Styracacées.

En Asie extra-tropicale, nous ne trouvons que peu de familles particulières : toutes sont des petits groupes souvent monotypiques. Citons :

Circæastracées (Berbérïdales), issues des Berbérïdacées ;

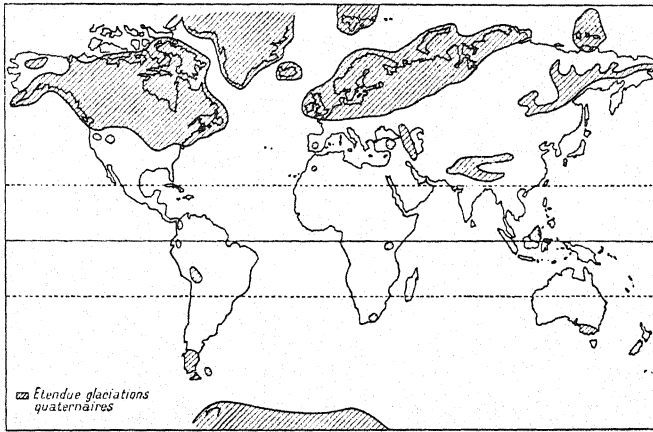


FIG. 456. — Carte des glaciations quaternaires
(pris dans JOLEAUD et SEWARD).

Actinidiacées (Théales, selon HUTCHINSON ; affines des Dilléniacées, selon ENGLER et PRANTL) ;

Stachyuracées, petite famille à affinités encore peu claires (Hamamélidales, Théales, Dilléniacées, Bixales ?) ;

Eucommiacées (Hamamélidales), issues des Hamamélidacées ;

Pétrosaviacées (Alismatales), issues des Juncaginacées.

Vers la fin du Tertiaire, la flore montagnarde des Empires septentrionaux est descendue peu à peu vers les plaines sous l'influence du refroidissement chassant vers le sud l'ancienne flore, mais continuait néanmoins sa carrière phylétique, comme le prouvent les Monotropacées issues des Pirolacées, les Diapensiacées nées des Cléthracées ou des Ericacées, les Trilliacées issues des Liliacées et les Scheuchzériacées descendant vraisemblablement des Juncaginacées.

Les glaciations quaternaires ont une influence décisive sur la géographie des flores du monde. La carte ci-contre (fig. 456) permet de se rendre compte de l'extension des glaces. Remarquons d'abord que

l'Asie et l'hémisphère Sud ont été peu touchés par les glaciations. Ces parties du globe ont joué un rôle important dans l'élaboration de la physionomie floristique actuelle du monde.

Le progrès des glaces a détruit ou chassé vers les régions équatoriales les végétaux pour lesquels le climat devenait trop rigoureux. Sur le continent américain, cette migration a été facilitée par l'orientation N.-S. de l'Amérique, mais en Europe une grande partie de la flore tertiaire a été jetée littéralement à la Méditerranée et définitivement perdue pour le continent. Il suffit de lire la liste des espèces qu'on a trouvées dans le Pliocène de France pour se rendre compte des changements immenses survenus, depuis la fin du Tertiaire, dans la flore européenne.

Voici, selon DEPAPE, quelques indications à ce sujet. La flore pliocène (Plaisancien sup. et Astien) de la vallée du Rhône comprenait une majorité d'espèces identiques, ou presque identiques, à des espèces encore vivantes, mais dont plus de 60 % ont disparu de la région où elles ont été recueillies à l'état fossile.

Espèces plaisanciennes de la vallée du Rhône aujourd'hui cantonnées :

1° Dans les pays circumméditerranéens au sens large :

<i>Quercus lusitanica</i> ,	<i>Acer orientale</i> ,
<i>Quercus Mirbeckii</i> ,	<i>Ilex balearica</i> ,
<i>Juglans regia</i> ,	<i>Platanus orientalis</i> ,
<i>Pterocarya causasica</i> ,	<i>Fraxinus Ornus</i> ,
<i>Zelkova crenata</i> ,	<i>Nerium Oleander</i> .
<i>Populus euphratica</i> ,	

2° En Amérique :

<i>Sequoia sempervirens</i> ,	<i>Sassafras officinale</i> ,
<i>Sabal Adansoni</i> ,	<i>Liriodendron tulipifera</i> ,
<i>Liquidambar styraciflua</i> ,	<i>Juglans nigra</i> .

3° Aux Canaries :

<i>Laurus canariensis</i> ,	<i>Ilex canariensis</i> ,
<i>Persea indica</i> ,	<i>Celastrus cassinoides</i> .
<i>Oreodaphne foetens</i> ,	

4° En Extrême-Orient :

<i>Torreya nucifera</i> ,	<i>Quercus serrata</i> ,
<i>Glyptostrobus heterophyllus</i> ,	<i>Buettneria aspera</i> ,
<i>Ginkgo biloba</i> ,	<i>Cinnamomum</i> sp. plur.

Cette flore contraste fortement avec la flore quaternaire dans laquelle on ne trouve, ou peu s'en faut, que des espèces indigènes actuelles.

Après la disparition des glaces, le repeuplement du continent Nord-américain était aisé, grâce aux réserves floristiques des régions méridionales.

dionales, mais il n'en était pas de même en Europe dont la richesse floristique était définitivement ruinée.

Que se passait-il en Asie ? L'Asie au Nord de l'Himalaya, c'est-à-dire l'Asie tempérée et froide, bien que non recouverte de glace, était soumise également à des modifications floristiques puissantes, car le climat a dû y être très rigoureux aussi. Sa flore tertiaire a été décimée aussi, mais beaucoup moins que la flore d'Europe. Elle s'est réfugiée vers le Sud; mais, arrêtée par les puissantes chaînes himalayennes, elle n'a pu aller plus loin, et seules les espèces résistantes aux conditions climatiques qui y régnaient ont pu s'y maintenir. Au moment du réchauffement post-glaciaire, l'Asie s'est repeuplée avec ses éléments réfugiés dans le Sud qui se sont mélangés avec la végétation glaciaire.

Ceci explique un certain nombre de faits, tels que la grande richesse de l'Amérique du Nord actuelle, considérée dans son ensemble, et celle du Yunnan, en types tertiaires, la grande uniformité de la flore Eurasiatique, enfin la pauvreté floristique de l'Europe. L'Europe n'a pu être peuplée que par des éléments floristiques venus d'Asie. Les espèces dites sarmatiques sont à cet égard très caractéristiques.

Les flores qui ont envahi, après les glaciations, les régions septentrionales, se sont trouvées devant des espaces formidables à coloniser. Cette conquête s'est faite au fur et à mesure du retrait des glaces grâce au grand pouvoir d'expansion des végétaux, telles les Amentales et les Pinacées. Mais la flore colonisatrice, jadis concentrée en montagne, faisait figure de flore riche, parce qu'elle était limitée à de petits espaces : mise subitement devant un monde à peupler, elle s'y est en quelque sorte délayée, la différenciation systématique étant beaucoup plus lente que la dissémination et la conquête des espaces.

Ainsi s'explique la pauvreté systématique, la grande homogénéité et l'uniformité de la flore circumboréale recouvrant le Canada et l'Eurasie. C'est l'empire floristique le plus considérable du globe et le plus jeune aussi. La différenciation phylétique y continue ; les Diapensiacees, Monotropacees, Trilliacees, etc., en sont un témoignage.

**

Les résultats de cette lente différenciation des flores sont les empires floristiques actuels.

Un empire floristique est composé :

1° du fond floral préexistant et des éléments issus de la diversification systématique sur place, par ex. : Trémandracées, issues des Pittosporales; Diapensiacees, nées des Ericacees ou des Cléthracées.

2° d'endémiques reliques, tels les *Eucalyptus* en Australie.

3° d'éléments des aires voisines, mais écologiquement plastiques ou introduits par la succession des climats en une région donnée.

Ex. : *Betula alba* et *Prunus Padus* au Maroc, *Aphyllanthes* en Savoie.

Le monde floristique actuel se compose de cinq Empires floraux (fig. 457) :

1. L'Empire floral de l'Amérique tropicale.
2. — — africano-malgache.
3. — — asiatique-pacifique.
4. — — holarctique.
5. — — australien-antarctique.

L'Empire floral américain.

C'est un des plus riches du monde. Il est caractérisé par deux grandes familles et un certain nombre de familles moins nombreuses ou de tribus. Les premières sont les Cactacées, dont deux espèces seulement sont extra-américaines (1), et les Broméliacées (2) ; parmi les familles moins nombreuses, signalons les Tropéolacées, Quinacées, Calycéracées, Alstrœmeriacées, Julianiacées, Cyrillacées, Sarracénacées, Batidacées, Crossosomatacées, Fouquieriacées, Garryacées, Leitnériacées, Lennoacées, Malesherbiacées, Caricacées, Diclidanthéracées, Lissocarpacées, Nolanacées, Columelliacées, Lactoridacées, Gomortégacées, Lilæacées, Tovariacées, Marcgraviacées, Lacistémacées, Trigoniacées, Caryocaracées, Brunelliacées, Cannacées, Cyclanthacées.

Dans cette liste, 4 familles ont en même temps le rang d'ordre : Garryacées-Garryales, Leitnériacées-Leitnériales, Broméliacées-Broméliales, Cyclanthacées-Cyclanthales.

Cet Empire possède aussi en propre des sous-familles et des genres importants : Palmiers : Bactridiées (100 espèces), *Philodendron* (Aracées : 300 espèces).

L'endémisme est extrêmement puissant. En Amérique équatoriale, qui, à elle seule, compte 30.000 espèces, plus des trois quarts sont endémiques !

L'Empire floral africano-malgache.

Cet Empire s'étend sur le continent africain (sauf l'Afrique du Nord et l'Extrême sud), Madagascar, les îles Mascaraïnes et Sainte-Hélène. Beaucoup d'auteurs en séparent Madagascar pour faire un Empire spécial. Nous croyons que l'on peut unir toute cette partie du globe

(1) Il s'agit de deux espèces de *Rhipsalis* en Afrique tropicale, Madagascar, Ceylan; elles s'y sont peut-être introduites.

(2) Il n'y a qu'une seule B. en dehors de l'Amérique (*Pitcairnia feliciana*, d'Afrique tropicale).

en un seul Empire en raison des affinités des groupes systématiques propres à chacune d'elles avec le fond floral africain.

Cet Empire est caractérisé par la présence des Welwitschiacées, Cynastracées (famille voisine des Pontédériacées), Oktoknématacées (Santalales), Scytopétalacées (Tiliales), Oliniacées (Lythrales), Pandacées (Célastrales), Mélianthacées (Sapindales), Hydrostachyacées (Podostémonales), Greyacées (Cunoniales, selon HUTCHINSON ; très affines des Mélianthacées, suivant ENGLER et PRANTL), Sélaginacées (Lamiales), Hétéropxydaciées (Rhamnales), quatre petites familles malgaches, les Didiéracées (Sapindales), Rhopalocarpacées, Chlénacées (Théales), Géosiridacées (Iridales).

Avec ces familles propres à l'Empire, il y a de nombreuses tribus endémiques. L'endémisme est particulièrement puissant à Madagascar où l'on a recensé 5.820 espèces endémiques sur un total de 6.260 espèces autochtones, soit 93 %.

Les diverses parties composant cet Empire sont caractérisées par des familles endémiques propres.

L'Empire floral asiatique-pacifique.

Cet Empire s'étend sur tout le vieux monde intertropical asiatique australien et pacifique sud-occidental, sauf Hawaï (1). Il est lui aussi extrêmement riche, surtout en Malaisie.

Les familles endémiques ou concentrées sur cette partie du globe sont les Diptérocarpacées, les Rutacées-Aurantiées, Roxburghiacées (Stémonacées), Eupomatiacées (Anonales), Himantandracées (Magnoliales), Corynocarpacées (Célastrales), Stackhousiacées (Célastrales), Apostasiacées (voisines des Burmanniacées), Philydracées (Hæmodorales), Cryptéroniacées (Lythrales), Gonystylacées (Tiliales), Pétersaviacées (Alismatales), Lowiacées (Zingibérales), Sténoméridacées (Dioscoréales), Thurniacées (Juncals) ; parmi les Fougères, citons les Matoniacées.

L'Empire floral holarctique.

Cet Empire embrasse une grande partie de l'hémisphère N. extratropical. Les régions circumméditerranéennes forment transition avec les Empires floristiques intertropicaux précités. L'influence des glaciations, encore récente, a joué un rôle prépondérant dans la création de cet Empire par la destruction ou l'expulsion de la végétation préexistante et l'expansion de la flore montagnaise tertiaire suivie

(1) Hawaï, floristiquement, est américain.

d'une réimmigration des espèces repoussées les plus plastiques et suivant les possibilités offertes par les connexions continentales.

Cet Empire est donc une création récente : c'est la raison pour laquelle il embrasse toutes les régions septentrionales de l'hémisphère Nord, alors que sous les latitudes plus méridionales, nous sommes en présence d'Empires qui se sont différenciés par l'isolement continental. Les Canaries et les Açores en font partie. Les îles du Cap-Vert sont sur la limite.

L'Empire floral holarctique est caractérisé par les Abiétinées (Pins, Mélèzes, Epicéas, Sapins, Cèdres, etc.), les Amentales (Cupulifères,

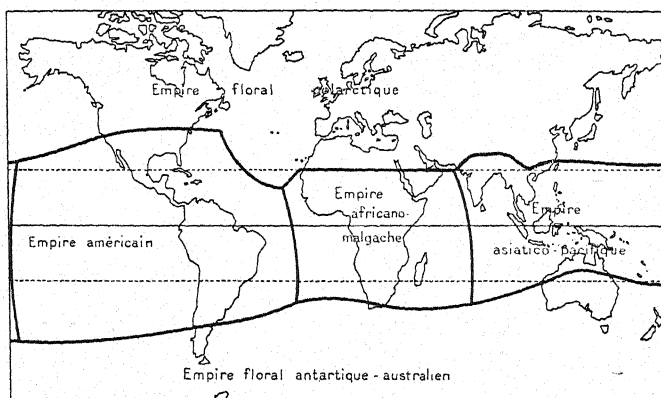


FIG. 457. — Les grands empires floristiques.

Chênes, Charmes, Châtaigniers; Bétulacées, Bouleaux, Aulnes; Salicacées : Saules, Peupliers; Juglandacées), Platanacées, Acéracées, Elæagnacées, Hydrangéacées, par un grand nombre de Berbéridacées, Papavéracées, Grossulariacées, Saxifragacées (*sensu stricto*), Caprifoliacées, Orobanchacées, par des familles endémiques, comme les Cistacées, Tamaricacées, Monotropacées, Sargentodoxacées, Actinidiacées, Diapensiacées, Adoxacées, Scheuchzériacées, Stachyuracées, Eucommiacées, Pétrosaviacées, Ginkgoacées, Céphalotaxacées, Trochodendracées, Cercidiphyllacées, Circæastracées, Trilliacées, Limnanthacées, Polémoniacées. Autour de la Méditerranée sont concentrées les Dipsacacées, Globulariacées, Résédacées, Punicacées, Cnéoracées, Ruscacées.

Dans cette liste, nous percevons clairement le rôle conservateur qu'ont joué la Chine, la région méditerranéenne, l'Amérique du Nord méridionale, au cours des glaciations; sont extrême-orientales : Ginkgoacées, Céphalotaxacées, Trochodendracées, Cercidiphyllacées, Sargentodoxacées (Berbéridacées), Actinidiacées, Stachyuracées, Eucommiacées, familles très anciennes; sont méditerranéennes, les familles

sus-indiquées ; sont nord-américaines, les Limnanthacées et la plupart des Polémoniacées.

L'Empire floral antarctique est la contre-partie méridionale de l'Empire holarctique. Il occupe un territoire réduit en comparaison du précédent, embrasse la pointe sud-américaine, l'extrême sud de l'Afrique, une grande partie de l'Australie, la Tasmanie, la Nouvelle-Zélande et les îles antarctiques. Ici, aussi, les glaciations ont façonné l'Empire floristique. Celui-ci présente donc de nombreux traits communs : les Céphalothécacées, Trémandracées, Corynocarpacées, Epacridacées, Pétermanniées, Xanthorrhœacées, *Eucalyptus*, Conifères curieux (*Pherosphaera*, *Microcachrys*, *Athrotaxis*), en Australie-Tasmanie ; les Geissolomatacées, Pénæacées, Grubbiacées, Achariacées, les Rutacées-Diosmées, les innombrables Ericacées, *Pelargonium* et *Helychrysum*, des Iridacées, les Myzodendracées, des Conifères rares, tels *Libocedrus tetragona*, *Fitzroya patagonica*, *Saxegothaea*, en Amérique du Sud. Sont aussi de cet Empire une part des familles disjointes, telles les Eucryphiacées (Australie et Amérique du Sud), Styliidiacées (Asie méridionale - Australie - Amérique du Sud), Centrolépidacées (Australie - Amérique du Sud), Restionacées (Australie - Afrique du Sud - Amérique du Sud), Byblidacées (Pittosporales) (Australie-Cap), Bruniacées (Cap et Australie), Philésiées (Alstrœmériales) (Australie - Amérique du Sud et Afrique du Sud), beaucoup de Protéacées au Cap-Australie (rares en Amérique), de nombreux *Acacia* (Cap-Australie), les Hêtres antarctiques (Nouvelle-Zélande, Amérique du Sud).

Cet immense Empire austral est beaucoup moins homogène que son correspondant arctique. Cela tient au fait que les glaces quaternaires en ont beaucoup dévasté la flore. Certains auteurs considèrent donc l'Australie, le Cap, l'Amérique du Sud, comme des Empires floraux autonomes.

La carte jointe (fig. 457) montre leur étendue géographique et l'importance prépondérante du temps sur leur formation, puisque des deux Empires polaires profondément ravagés pendant le Tertiaire, surtout l'Empire holarctique, ont encore des traits très homogènes malgré la coupure atlantique. L'Empire austral, moins éprouvé, a une unité moins marquée.

BIBLIOGRAPHIE

Nous n'indiquerons ici que les ouvrages généraux dans lesquels on trouvera des index bibliographiques détaillés et quelques publications, la plupart récentes, dont le contenu n'a pas encore été intégré dans des ouvrages d'ensemble.

Pour se documenter bibliographiquement en Paléobotanique, le lecteur aura en premier lieu recours aux publications suivantes (les ouvrages à index faciles à consulter sont soulignés) :

OUVRAGES DE PALÉOBOTANIQUE

- BOWER (F. O.) : The origin of a land flora. Londres, 1908.
— Primitive land plants. Macmillan a. C^e, Londres, 1935.
BRONGNIART (A.) : Histoire des végétaux fossiles. Paris, 1828-1838.
BOULE et PIVETEAU : Les fossiles. Masson, édit., Paris, 1935.
CARPENTIER (A.) : L'évolution du monde vivant. *Encyclopédie franç.*, t. V, 1937.
DARRAH (W. C.) : Principles of Paleobotany. *Chronica bot. Comp.*, Leiden, 1939.
EAMES (A. J.) : Morph. of vasc. plants. Mc. Graw-Hill Book Cy, New-York, Londres, 1936.
FLAHAULT (CH.) : La Paléobotanique dans ses rapports avec la végétation actuelle. Conférences faites à l'Institut botanique de Montpellier en 1902-1903. Klincksieck, 1903.
FURON (R.) : La Paléogéographie. Payot, édit., 1941.
GAUSSEN (H.) : Les Gymnospermes actuelles et fossiles. *Fac. des Sc. Toulouse*, 1942 (en cours de publication).
GOTHAN (W.) : Paläobotanik. *Naturwissensch. Handw. Buch.*, 1912.
HIRMER (M.) : Handbuch d. Paläobotanik. Munich et Berlin, 1927 (t. I, seul paru).
JOLEAUD (L.) : Atlas de Paléogéographie. Paul Lechevalier, édit., 1939.
KNOWLTON (F. H.) : Plants of the past. Princetown University Press, 1927.
KIDSTON (R.) et LANG (W. H.) : An old red Sandstone plants. *Transact. Royal Soc. Edinb.*, 1917-1921.
KRAÜSEL (R.) et WEYLAND (N.) : Beiträge z. Kenntnis d. Devonflora I-III. *Senckenbergiana*, 1923, t. 5; *Abh. d. Senckenbg. Gesellsch.*, 1926, t. 40; même endroit, t. 41, 1929.
POTONIE (H.) : Lehrbuch d. Paläobotanik. Berlin, 1921 (2^e édit., M. W. GOTHAN).
RENAULT (B.) : Cours de Botanique fossile 1-4. Paris, 1881-1885.
— Flore fossile du bassin houiller et permien d'Autun et d'Epinac. Paris, 1896.
SCOTT (D. H.) : Studies in fossil Botany, 3^e édit., 1920-1923.
SEWARD (A. C.) : Fossil plants, 4 vol. Cambridge University Press, 1899-1919.
— Plant Life through the ages. Cambridge University Press, 1933.
WIELAND (G. R.) : American fossil Cycads. Public. Carnegie Institution, 1906-1916.

- ZEILLER (R.) : *Eléments de Paléobotanique*. Masson, édit., Paris, 1900.
 ZIMMERMANN (W.) : *Die Phylogenie d. Pflanzen*. G. Fischer, Iéna, édit., 1930.
 ZITTEL (K. A.) : *Handb. d. Palaeontologie*. Tome consacré à la Palaeophytologie
 par SCHIMPER (W. Ph.) et SCHENK (A.). Munich et Leipzig, 1890.

REVUES CONTENANT DE NOMBREUX ARTICLES PALÉOBOTANIQUES INTÉRESSANTS
 TRÈS RÉCENTS :

- Botanical Review* : Articles divers, depuis 1935.
Chronica botanica : Articles divers, depuis 1935.
Fortschritte f. Botanik : Compte rendu annuel de l'état de nos connaissances
 dans les divers domaines de la Botanique, depuis 1932.
Revue scientifique : Analyses et courtes mises au point, par M. CHADEFAUD,
 depuis 1939.

OUVRAGES GÉNÉRAUX DE MORPHOLOGIE ET DE GÉOGRAPHIE DES PLANTES VIVANTES

- CANDOLLE (A. L. DE) : *Théorie élémentaire de la Botanique ou exposition des
 principes de la classification naturelle*. Paris, 1813.
 COULTER (J. M.) et CHAMBERLAIN (Ch. J.) : *Morphology of Gymnosperms*. Chi-
 cago, 1925.
 DANGEARD (P.) : *Traité d'Algologie*. Paul Lechevalier, édit., 1933.
 EICHLER : *Blütendiagramme*. Leipzig, 1874-1878.
 ENGLER (A.) : *Versuch einer Entwicklungsgeschichte der extratropischen
 Florengebiete*. Leipzig, 1879, 1882.
 ENGLER et PRANTL : *Die natürl. Pflanzenfamilien*. Leipzig, 1889 (2^e édit. en
 cours, à partir de 1924).
 GÖBEL (K. v.) : *Organographie d. Pflanzen*. Iéna, 1^{re}-3^e édit., 1913, 1915-1923,
 1928.
 HUTCHINSON (J.) : *The families of flowering plants: Dicotyledones*, 1926; *Mono-
 cotyledones*, 1934.
 LOTSY (J. P.) : *Vorträge ü. bot. Stammesgeschichte*. Iéna, 1907-1911.
 OLTSMANN (F.) : *Morph. u. Biol. d. Algen*. Iéna, 1922-1923.
 PULLE : *The classification of the Spermatophytes*. *Chronica botanica*, 4, 2,
 1938, p. 109.
 RAUNKIAER : *The life forms of plants*. Clarendon Press, Oxford, 1934.
 SCHIMPER u. FABER : *Pflanzengeogr. auf physiol. Grundlagen*. Fischer, Iéna,
 3^e édit., 1935.
 TROLL : *Vergl. Morph. d. höheren Pflanzen*. 1937 à ce jour (en cours de
 publication).
 VELENOWSKY : *Vergl. Morph. d. Pflanzen*, Prague, 1905-1913.
 VERDOORN (Fr.) : *Manuel of Pteridology*. *Chronica botanica Cy*, Leiden, 1938.
 WETTSTEIN (R. v.) : *Handb. d. syst. Botanik*. Leipzig et Vienne, 4^e édit., 1935.

ARTICLES

- APPL (J.) : *Versuch einer Ableit. d. Monokot. v. d. Lycopodiaceen*. Brno,
 1938 (?) (date non ind.).
 — *Phylogenie d. Gnetaceen*. Brno, 1938 (?) (date non ind.).
 — *Die Filixabkömmlinge d. Angiospermen*. *Fedde Rep.* XLII, 1937; XLIII,
 1938.
 ARBER (Ann.) : *A possible missing link in the evolution of the early seed
 plants*. *Chronica bot.*, t. 5, 1939.

- ARNOLD (CH. A.) : The seeds of *Alethopteris* a. other Pteridosp. f. N.-Americ. C. R. Congr. stratigraph. du Carb., Heerlen, 1935.
- On seedlike structure assoc. with *Archaeopteris* f. the upper Dev. of N. Pennsylv. Contr. Mus. Palaeontol. Univ. Michig., 1935.
- Some new forms and new occ. of foss. plants f. the middle a. upper Dev. of New-York. Bull. Buff. Soc. Nat. Hist., 1935.
- Palaeozoic seeds. Bot. Review, 1938.
- et STEIDTMANN (W. E.) : Pteridosp. plants f. the Pennsylv. of Illinois a. Missouri. Am. Journ. of Bot., 1937.
- BANDULSKA (Miss H.) : On the cuticles of some recent and fossil Lauraceae. Journ. of Linn. Soc., Bot., 1926.
- BEAUVÉRIE (J.) : La Systématique des formes. Les Editions du Cerf, 1932.
- BENSON (Miss) : The roots and habit of *Heterangium Grievii*. Ann. of Bot., 1933.
- The ovular apparat. of *Sphenopteridium affine* a. *bifidum* a. of *Diplopteridium* (*Sphenopteridium*) *Teilianum* (Walton). New Phytologist, 1935.
- The fructif. of *Calathiops Bernhardtii* n. sp. Ann. of Bot., 1935.
- The new evidence of isospory in palaeozoic seed plants. New Phyt., 1935.
- A comp. of the lower carbon. petrif. *Heterotheca Grievii* with the incrustation known as *Yarravia oblonga* Lang a. Cookson, etc. C. R. Congrès intern. Bot. Amsterdam, 1935.
- BERTRAND (P.) : Etude sur la fronde des Zygoptéridées. Lille, 1909 (avec atlas).
- Nouv. rem. sur la fronde des Zyg. Autun, 1911.
- Zygoptéridées, Stauroptéridées et Cladoxylées. Série de planches, mai 1933.
- Obs. s. l'évolut. de la fl. pendant la période dév. et sur la 1^{re} fl. houillère. Ann. Soc. géol. Nord, 1933.
- Structure des stipes d'*Asterochlæna laxa* Stenzel. Mém. Soc. géol. Nord, 1911.
- Observ. sur la class. des vrais *Pecopteris*. C. R., 1933.
- Contr. à l'étude des Cladoxylées de Saalfeld. Palæontographica, 1935.
- La notion d'espèce à l'époque paléozoïque. C. R. Congrès intern. Bot. Amsterdam, 1935.
- Observat. sur la class. des Fougères anciennes. Bull. Soc. bot. Fr., 1933.
- Quatre obs. fondam. pour la compréhension de l'org. des végétaux vasc. C. R., 1936.
- Sur la plantule des Angiospermes, des Fougères et des Lycopodes. C. R., 1936.
- Sur l'apparition successive et soudaine des diff. groupes de végétaux vasc. C. R., 1937.
- Rem. sur l'ontogénie comp. des Phan. viv. et foss. C. R., 1937.
- Anatomie et ontogénie comp. des végét. vasc. Bull. Soc. bot. Fr., 1937.
- Isolement précoce de tous les grands groupes de végétaux vasc. Ibid., 1937.
- Travaux et titres scientifiques de P. B.. Lille, imp. G. Santai, 1937.
- L'app. succ. des végét. vasc. et leur adapt. instant. C. R., 1938.
- Nouv. obs. sur les Fougères prim. du g. *Cladoxylon*. C. R., 1939.
- Persistance de la struct. rhyniale dans les rameaux aériens des végétaux fossiles et dans les plantules des végétaux vasc. actuels. Bull. Soc. bot. Fr., 1939.
- Orientation des racines et radicules diarches des Fougères et des Phan. Bull. Soc. bot. Fr., 1940.
- L'organisation anat. de la plantule des Conifères. Bull. Soc. bot. Fr., 1940.
- De l'influence du double phén. de différenciat. hâtive et de télescopage sur l'organisat. des plantules des Phan. C. R., 1940.
- Solut. du problème posé par l'ontogénie comp. des plantules des Phan. C. R., 1941.

- Obs. au sujet d'une note de M. E. BOUREAU sur les dispositions vasc. excentriques et pseudo-excentr. *C. R.*, 1941.
- Anatomie comp. des Ptéridosp. et des Filicales. *C. R.*, 1941.
- Rem. sur l'org. générale des *Clepsydropsis*. *C. R.*, 1941.
- La loi de récapitul. ontogén. et phylogén. appl. aux pl. foss. *C. R.*, 1941.
- et (CH. Eug.) : Le *Tubicaulis Berthieri* nov. sp. Autun, 1911.
- et CORSIN : Sur l'indépendance relative des grands groupes de végétaux vasc. *C. R.*, 1936.
- BÖHM (R.) : Etude sur la flore de l'horizon à Lydiennes de la base du Carb. de la Montagne-Noire. *Thèse Sc.*, Montpellier, 1935.
- BOUREAU : Rech. anat. et exp. sur l'ontog. des plantules des Pinacées et ses rapp. avec la phylogénie. *Thèse Sc.*, Poitiers, 1938.
- L'accélération basifuge de l'app. conduct. des Gymnosp.; ses conséquences pour leur ontogénie et leur phylogénie. *C. R.*, 1941.
- BOWER (F. O.) : On Medullation in Pteridophytes. *Ann. of Bot.*, 1911.
- BROCKMANN - JEROSCH (H.) : Zwei Grundfragen d. Palaeophytogeographie. *Englers bot. Jahrb.*, 1914.
- BROWNE (J.) : The Noeggerathiac a. Tingiae. *The New Phytologist*, 1933. *Ann. of Bot.*, 1927.
- BUGNON (P.) : Sur l'évolution du concept de phyllorhize. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 1923.
- Nouv. remarques sur la théorie de la phyllorhize. *Bull. Soc. Linn. Normandie*, 1924.
- CARPENTIER (A.) : L'évolution du monde vivant. *Encyclopédie française*, 1937.
- Sur les végétaux infraliasiques des env. de Niort. *C. R.*, 1941.
- CAYEUX (L.) : — Exist. de nombr. Bact. dans les phosphates sédim. de tout âge. *C. R.*, 1936.
- Nouv. données sur l'exist. de Bact. dans les roches sédim. anciennes. *C. R.*, 1937.
- Existence de Bact. dans les roches sédim. anciennes autres que les phosph. *C. R. Soc. géol. Fr.*, 1937.
- CHAUVEAUD (G.) : La constitution des plantes vasculaires révélée par leur ontogénie. *Payot*, Paris, 1921.
- L'appareil conducteur des plantes vasculaires et les phases de son évolution. *An. des Sc. Nat. Bot.*, 10^e série, XIII, 113, 1931.
- CHODAT (R.) : *Bensonites fusiformis* H. Scott. *Bull. Inst. bot. génér.*, 1912.
- L'axe de *Lepidodendron Brownii*. *Ibid.*, 1911.
- Morphological continuity. *C. R. Congrès intern. Bot. Ithaca*, 1925.
- COOKSON (I. C.) : On plant remains from the Silurian of Victoria (Australia). *Phil. Transact. Soc. London*, B, t. 225, 1935.
- CORDEMOY (DE) : Contr. à l'étude des Casuarinacées. *Rev. gén. de Bot.*, 1923.
- CORSIN (P.) : Sur la position syst. du *Zeilleria avoldensis*. *Ann. Soc. géol. N.*, 1927.
- Fructification de *Sphenopteris (Diplotmema) alata* (Bgt.) Kidst. *Ann. Soc. géol. N.*, t. 56, imprimé en 1931.
- Sur les fructific. et la posit. syst. de *Sphenopteris zamioides* P. Bertr. *Ann. Soc. géol. N.*, t. 53, imprimé en 1928.
- Flore Dinantienne de Defron. *Arch. Mus. Hist. Nat.*, 1934.
- Contrib. à l'étude des Fougères anciennes du groupe des Inversicaténales. Lille, impr. Santai, 1937.
- Nouv. obs. sur *Grammatopteris Rigolloti*. *C. R.*, 1942.
- DARRAH (W. C.) : Recent studies of american Pteridosperms. *C. R. Congr. de Stratigr. du Carb. de Heerlen*, 1935.
- Spores of Cambrian Plants. *Science*, n. s., 1937.

- Codonotheca a. Crossotheca polleniferous struct. of Pteridosp. *Bot. Mus. Leaf. Harv. University*, 1937.
- A remarkable fossil *Selaginella* with preserved female gametophytes. *Bot. Mus. Leaf. Harv. Univ.*, 1938.
- A new fossil Gleichenaceous fern from Illinois. *Ibid.*, 1938.
- Fossil embryos in Iowa Coal balls. *Chronica botanica*, 1941.
- DEFLANDRE : Les Flagellés fossiles. *Act. scient. et industr.* n° 335. Hermann, édit., Paris, 1936.
- L'étude micropaléontologique des silex. *Sciences naturelles*, 1939.
- Liste des travaux de l'auteur dans le volume dédié à M. CAULLERY. *Travaux du Labor. de Wimereux*, 1938.
- Sur les micro-fossiles de la Montagne Noire, les Chitinozoaires (EISENACK). *C. R.*, 1942.
- DEPAPE (G.) : Rech. sur la flore pliocène de la vallée du Rhône. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 10^e série (mèm. post. à 1920).
- DUBOIS-LADURANTIE (M^{me} G. A.) : Révision de quelques espèces d'Abiétinées foss. *Trav. Labor. forestier Toulouse*, 1941.
- et GAUSSEN (H.) : Projet de nomenclature paléobot. *Trav. Lab. forestier Toulouse*, t. I, vol. III, art. 14, 1941.
- DUPARQUE (A.) : Structure microscopique des charbons houillers du Nord et du Pas-de-Calais. *Mém. Soc. géol. du Nord*, t. XI, 2 vol., 1933.
- EAMES (A. J.) : The role of flower anatomy in the determination of angiospermie phylogeny. *Proc. Int. Congr. Bot. Ithaca*, 1925.
- FLORIN (R.) : Untersuch. z. Stammesgeschichte der Coniferales u. Cordaitales. *Kungl. Svensk. Vetenskapsakad. Handl.*, 1931.
- Studien ü. d. Cycadales d. Mesozoikums nebst Erörterungen ü. d. Spaltöffnungsapparate d. Bennettitales. *Ibid.*, 1933.
- D. Spaltöffnungsapparate d. *Williamsonia*-*Williamsoniella*- u. *Wielandiella* Blüte (Bennettitales). *Arkiv. f. Bot.*, 1933.
- Ueber d. Spaltöffnungsapp. u. *Welwitschia mirabilis*. *Sv. Bot. Tidsks.*, 1934.
- On the structure of pollen grains in the Cordaitales. *Ibid.*, 1936.
- Die foss. Ginkgophyten v. Franz Joseph Land u. Erört. ü. vermeintliche Cordaitales mesoz. Alters. *Paläontographica*, 1936.
- Die Koniferen des Oberkarbons u. d. unteren Perms (5 fasc. parus). *Paläontographica*, 1938-1940.
- The morph. of the female fructif. in Cordaitales a. Conifers of palaeozoic age. *Bot. Notiser*, 1939.
- Ueber d. Calamitaceen-Gattung *Dicalamophyllum* Sterzl aus dem Sächs. Rotliegenden. *Kungl. Svensk. Vetenskapsakad. Handl.*, 1939.
- Notes on the past geogr. distrib. of the germs *Amentotaxus* Pilger (Coniferales). *Svensk. Bot. Tidsk.*, 1940.
- Zur Kenntnis einiger foss. *Salvinia*arten u. d. früheren geogr. Verbreitung d. Gattung. *Ibid.*, 1940.
- On *Wulkomia* n. gen. *Kungl. Sv. Vetenskapsakad. Handl.*, 1940.
- The tertiary fossil Conifers of South Chile a. their. geogr. signific. *Ibid.*, 1940.
- FRÉMY (P.) et DANGEARD (L.) : Sur la position syst. des Girvanelles. *Bull. Soc. Linn. Normandie*, 1935.
- Observ. sur les *Botryococcus Braunii* Kütz actuels et fossiles. *Ann. Paléont.*, 1938.
- GAGNEBIN (E.) : La durée des temps géologiques. *Bull. Lab. géol., géogr., phys., min. et paléont. de l'Univ. de Lausanne*, 1934.
- GARDNER : The pliocene fauna a. flora of Kharga oasis Egypt. *Quart. Journ. Geol. Soc. London*, 1935.

- GOTHAN (W.) : Die Steinkohlenflora d. westl. Steinkohlen Reviere Deutschl. *Abh. Preuss. Geol. Landesamst.*, 1935.
 — et ZIMMERMANN (F.) : Die Oberdevonflora v. Liebichau u. Bögendorf (N. Schlesien). *Arb. Inst. f. Paläobot. u. Petrogr. d. Brennsteine*, 1932.
 HAGERUP (O.) : Zur Organogenie u. Phylogenie d. Koniferen Zapfens. *Detkgl. Danske Videnskab. Selskab. Biol. Medd.*, 1933.
 — Zur Periodizität im Laubwechsel d. Moose. *Ibid.*, 1935.
 — Zur Abstammung einiger Angiospermen durch Gnetales u. Coniferae. *Ibid.*, 1934, 1936 (2 fasc.).
 — On the origin of some Angiosperms through the Gnetales a. the Coniferae. *Ibid.*, 1938.
 HAGÈNE (P.) : Note sur la structure d'une Sigillaire cannelée du terrain houiller inf. du Lancashire. *Ann. Soc. géol. Nord*, 1926.
 — Sur la structure de la stèle dans quelques Sigillaires. *Ann. Soc. géol. Nord*, 1927.
 — Note sur un bois fossile provenant du département des Landes. *Bull. scient. Bourgogne*, 1932.
 HALDEN (T.) : Some anatomical notes on *Cycas revoluta* especially on its anomalous secondary growth. *Jap. Journ. of Bot.*, 1939.
 HALLE (T. G.) : Palaeozoic plants from central Shansi. *Palæontolog. sinica*, 1927.
 — The structure of certain fossil spore-bearing organs believed to belong to Pteridosp. *Kungl. Svensk. Vetenskapsakad. Handl.*, 1933.
 — The position and arrangement of the spore-producing members of the palaeozoic Pteridosp. *Congr. Stratigr. Carb. de Heerlen*, t. 1, 1935 (1937).
 — On *Drepanophycus*, *Protolepidodendron* and *Protopteridium* with notes on the palaeozoic flora of Yunan. *Palæontolog. sinica*, 1937.
 — Some seed-bearing Pteridosp. f. the Permian of China. *Kgl. Sv. Vetenskapsak. Hdlg.*, 1929.
 HARRIS (T. M.) : The fossil flora of Scoresby Sound East Greenland. *Meddom Grönl.*, 1926, 1932, 1935, 1937.
 — A new member of the Caytoniales. *New Phyt.*, 1933.
 — The ancestry of the Angiosperms. *C. R. Congrès intern. Bot. Amsterdam*, 1935.
 HIRMER (M.) : Ueber d. morph. Bezieh. d. als *Crossotheca* Zeiller u. *Asterotheca* Presl. bekannten Fruktifikat. *C. R. Congrès intern. Bot. Cambridge*, 1930.
 — Zur Kenntnis d. Morph. v. *Crossotheca pinnatifida* v. Guthier sp. n. Bemerk. ü. *Asterotheca truncata* Rost sp. *Abh. Bayer. Akad. Wiss., Math.-Natur. Abt.*, N. F., 5, 1930.
 — Der weibl. Blütenzapfen d. Coniferen im Lichte entwicklungsgesch. u. paläontolog. Forschung. *C. R. Congrès intern. Bot. Amsterdam*, 1935.
 — Die Pteridosp. insbes. d. Caytoniales u. d. Entwick. d. Angiospermae. *C. R. Congrès Strat. Carb. Heerlen*, 1935.
 — Entwicklungsgesch. u. vergl. Morph. d. weibl. Blütenzapfens d. Coniferen. *Bibl. Botanica*, Heft 114, 1936.
 — u. HÖRHAMMER (L.) : Zur weit. Kenntnis v. *Cheirolepis* Schimper u. *Hirmeriella* Hörh. m. Bemerk. ü. d. syst. Stellung. *Palæontographica*, 1934.
 HÆG (O. A.) : The Devonian Floras a. their bearing upon the origin of vascular Plants. *The Bot. Review*, 1937.
 HOLLOWAY : *Ann. of Bot.*, new series II, 1938, et III, 1939.
 HUTCHINSON : Phylogeny of flowering plants. *Proc. Intern. Bot. Congress. Ithaca*, 1925.

- KRAÜSEL (R.) : Landbewohnende Algenbäume zur Devonzeit ? *Ber. d. d. bot. Gesellsch.*, 1936.
- Die Verbreitung d. Devonfloren. *C. R. Congrès Strat. Carb. Heerlen*, 1935 (1937).
- KIDSTON et LANG : On the presence of tetrads of resistant spores in the tissue of *Sporocarpion furcatum* Daws. from upper Devonian of America. *Transact. R. Soc. Edinb.*, t. 53, 1924.
- KONNO : On genera *Tingia* and *Tingiostachya* from the lower Permian and Permian beds in north. Korea. *Jap. Journ. of Geol. a. Geogr.*, 1929.
- KRYSHTOVOVICH (A.) : A floral link between the tertiary floras of Asia a. Europe. *The New Phytologist*, 1935.
- KYLIN : Alternance de génération et phylogénie chez les Algues. *Chronica bot.*, 1939.
- LANFER (K. F.) : Ein Beitrag z. Kenntnis d. weibl. Blüten d. Coniferen. *Bot. Jahrb.*, 1933.
- LANG (W. H.) : Contr. to the study of the old red Sandst. flora of Scotland VIII. *Transact. Royal Soc. Edinburgh*, t. 57, 1932.
- On the plant remains from the Downtonian of England and Wales. *Phil. Transact. Royal Soc. London*, B, vol. 27, 1937.
- LANG a. COOKSON : On a flora includ. vasc. land-plants assoc. with *Monograptus* in Rocks of Silurian age from Victoria (Austr.). *Phil. Transact. Royal Soc. London*, B, vol. 224, 1935.
- LASHEVSKY (V.) (voir sub SCOTT).
- LAUBY (H.) : Les Diatomées fossiles. *Rev. gén. Bot.*, 1911.
- LAURENT (L.) : Flore des calc. de Célas. *Thèse Marseille*, 1899.
- Esquisse de la végét. des Bouches-du-Rhône pendant les temps géolog. *Encycl. départementale des Bouches-du-Rhône*, 1932.
- LECLERCQ (M^{me} S.) : Sur un épi fructifère de Sphénophyllale. *Sph. fertile* Scott. *Bull. Soc. géol. Belgique*, 1935 (2 art.).
- *Psygmonophyllum Gilkeneti* sp. n. *Journ. Linn. Soc. Lond. (Bot.)*, 1928.
- LEMOINE (M^{me} P.) : Les Algues calc. foss. de l'Algérie. *Mat. pour la carte géol. d'Algérie*, 1939.
- Les Algues calc. de la zone néritique. *Publ. Soc. Biogéogr.*, t. VII, 1940.
- Structure anat. des Mélobésiées. *Ann. Inst. Océanogr.*, 1911.
- Contr. à l'étude des Corallinacées fossiles. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 1917.
- LIGNIER (O.) : Essai sur l'évolution morph. du Règne végétal. *Bull. Soc. Linn. Normandie*, 1908-1909.
- Le *Bennettites Morierei* (Sap. et Mar.) Lignier se reproduisait probablement par parthénogénèse. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 1911. *Bull. Soc. Linn. Normandie*, 1914.
- Le fruit des Bennettitées et l'ascendance des Angiospermes. *Mém. Soc. bot. Fr.*
- et TISON : Les Gnétales. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1912.
- LILPOP (J.) : New plants from the Carboniferous Rocks in Poland, I. *Bull. Ac. Sc. Pol. Sc. et Lettres*, 1937.
- LOUBIÈRE (A.) : Sur les graines et les feuilles stipales assoc. à l'*Odontopteris obtusa* Brgt. dans le terrain carb. de Carmaux. *Rev. gén. Bot.*, 1930.
- Rech. sur l'anat. comp. des graines des Ptéridosp. *Arch. Mus. Hist. Nat.*, Paris, 1939.
- MÄGDEFRAU (K.) : Die Stammesgesch. der Lycopod. *Biol. Zentralblatt*, 1932.
- MORELLET (L. et J.) : Les Dasycladacées tert. de Bretagne et du Cotentin. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 1917.
- Nouv. contr. à l'étude des Dasycladacées. *Mém. Soc. géol. Fr.*, 1922.

- Contr. à l'étude paléont. du g. *Halimeda* Lamk. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 1922.
- MORQUER (R.) : Fougères fossiles et Ptéridospermées. *Rev. gén. Sc.*, 1933.
- NEMEJC (F.) : Notes on the spores and leaf cuticles of *Noeggerathia foliosa* Sternbg. *Bull. internat. Ac. Sc. Boh.*, 1935.
- A revision of the Carb. and Permian flora of the coal districts of central Bohemia. *Palæontogr. Bohemiæ*, 1928.
- The morph. and the syst. relat. of the Carb. Noeggerathiae with regards to the g. *Tingia* a. *Plagiozamites* of Eastern Asia. *Preslia*, 1931.
- On *Discinites* K. Feistm. *Bull. intern. Ac. Sc. Boh.*, 1937.
- Contr. to the Knowledge of the Archaeopterides of the upper carbon. in *Centr. Bohem. Acta Mus. Nat. Pragae*, 1938.
- PARKIN (J.) : The classical flower and some modern views. *C. R. Congrès intern. Bot. Amsterdam*, 1935.
- PECK (R. E.) : The northameric. Trochiliscides paleoz. Charophyta. *Journ. of Pal.*, 1934.
- Late paleoz. a. early mesozoic Charophyta. *Am. Journ. Sc.*, 1934.
- PFENDER (JULIETTE) : Les Mélobésiées dans le calc. crét. de la basse Provence. *Mém. Soc. géol. Fr.*, 1926.
- Sur la présence d'une Solénopore dans l'Urgonien du S.-E. de la France. *S. urgoniana* n. sp. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 1930.
- READ (CH. B.) : An occur. of the g. *Cladoxylon* Unger in North-America. *Journ. Wash. Ac. Sc.*, 1935.
- A devonian flora of Kentucky. *Journ. Paleont.*, 1936.
- REINHOLD (TH.) : La flore fossile à Diatomées de Moliro (lac Tanganyika, Katanga). *Ann. Soc. géol. Belg.*, 1937.
- Fossil Diatoms of the neogen of Java. *Verh. geol. Mijnbouwk. Genootschap. v. Nederl. en Kolon.*, 1937.
- SAHNI (B.) : On the structure of *Zygopteris primaria* Cotta and on the relation between the genera *Zygopteris*, *Etapteris* and *Botrychioxylon*. *Philosoph. Trans. of the R. Soc. of London*, sér. B, vol. 222, 1932.
- The roots of *Psaronius*, intra-cortical or extra-cortical ? A discussion. *Current Science*, 1935.
- Foreign pollen in the ovules of *Ginkgo* and of fossil plants. *The New Phytologist*, 1915.
- et RAO (A. R.) : *Rajmahalia paradoxa* gen. et sp. nov. and other Jurass. plants from Rajmahal Hills. *Proc. Ind. Acad. of Sc.*, t. I, 1934.
- Further obs. on *R. paradoxa*. *Ibid.*, 1935.
- et JOHRI (B. M.) : Pollen grains in the stylar canal and in the ovary of an Angiosperme. *Current Science*, 1936.
- SCOTT (D. H.) : Morphological questions from a russian point of view. *The new Phytol.*, 1925 (œuvre de LASHEVSKY).
- SCHUSSNIG (B.) : Aufgaben u. Ziele d. vergl. Morph. d. nied. Pflanzen. *Chronica botanica*, V, 1939.
- SEWARD (A. C.) : The origin of flowering plants. *Scientia*, 1932.
- Leaves of Dicotyl. from the Nubian Sandstone of Egypt, Cairo, 1935.
- Notes on Jurassic flora. *Proc. Yorkshire geol. Soc.*, 1935.
- et CONWAY (M.) : Fossil plants from Kingigtok and Kagdlungguak, West Greenland. *Medd. om Grönl.*, 1935.
- A phytogeogr. problem; fossil plants from the Kerguelen Archipelago. *Ann. of Bot.*, 1934.
- Add. cret. plants from Western Greenland. *Kgl. Sv. Vetenskapsakad. Handl.*, 1935.

- STEIDTMANN (WALDO E.) : A preliminary report on the anatomy a. affinities of *Medullosa Noei* sp. n. from the Pennsylvanian of Illinois. *Am. Journ. of Bot.*, 1937.
- STOPEs : Petrification of the earliest european Angiosperms. *Phil. Transact. Royal Soc. London*, B, 1912.
- SVEDELIUS : Au evaluation of the structural evid. for genetic relationship in plants : Algae. *Proc. intern. bot. Congress Ithaca*, 1925.
- TANSLEY : Lectures on the evolut. of the filicean vasc. syst. *The New Phyt.*, 1907-1908.
- TADEUSZ (B.) : Ueber Sporophyllstand einiger Lepidophyten aus. d. produkt. Karbon Polens. Cracovie, 1936.
- THOMAS (H. H.). — The Caytoniales a new group of Angiosp. plants from the jurass. rocks of Yorkshire. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, sér. B, t. 213, 1925.
- The early evolution of the Angiosperms. *Ann. of Bot.*, 1931.
- On some Pterid. plants from the mesozoic rocks of S. Africa. *Phil. Trans. R. Soc. London*, t. 222, 1933.
- The old morph. and. the new. *Proc. Linn. Soc. London*, 1932-1933.
- Pteridosperm evolution and the Angiosperms. *C. R. Congrès Stratigr. Heerlen*, 1935.
- On the concepts of plant morph. with special reference to views... *New Phytologist*, 1935.
- Floral morph. in the light of palaeobotanical knowledge. *C. R. Congrès intern. Bot. Amsterdam*, 1935.
- The quest. of the primitive flower. *The Naturalist*, 1935.
- Paleobotany and the origin of the Angiosperms. *Bot. Review*, 1936.
- THOMPSON (Mc LEAN) : The acarpous nature of modern flowering. *C. R. Congrès intern. Bot. Amsterdam*, 1935.
- THOMSON (R. B.) : The structure of the cone in the Coniferae. *Bot. Review*, 1940, et *Chronica botanica*, 5, n° 416.
- Vascular anatomy and Palaeobotany. *C. R. Congrès intern. Bot. Ithaca*, 1925.
- TSCHUDY (ROB. H.) : The significance of cert. abnormalities in *Equisetum*. *Am. Journ. of Botany*, 1939.
- TUZSON (J. VON) : Beiträge z. Entwicklungsgeschichte d. Monokotylen. *C. R. intern. Bot. Amsterdam*, 1935.
- WALTON (J.) : Scottish lower Carb. plants. *Transact. Royal Soc. of Edinb.*, v. 58, part II, n° 13, 1934-1935.
- WIELAND : Antiquity of Angiosperms. *Proc. Int. Bot. Congress Ithaca*, 1925.
- ZABLOCKI (J.) : Tertiäre Flora des Salzlagers v. Wieliczka. *Acta Soc. Bot. Polon.*, 1928 (1 art.), 1930 (2 art.).
- ZANONI (D. VITO) : Les Diatomées préliasiques. *C. R. Congrès Stratigr. Carb. Heerlen*, 1935 (1937).
- ZALESSKY : Flore perm. de la plaine russe de l'Oural et du bassin de Kousnetz. *Lab. paléont. de l'Univ. de Moscou*, 1937.
- Obs. sur les végétaux nouveaux du terrain permien du bassin de Kousnetz. *Bull. Ac. Sc. U. R. S. S.*, 1934.
- ZEILLER (R.) : Une nouvelle classe de Gymnospermes. *Rev. gén. des Sc.*, 1905.
- ZIMMERMANN (W.) : Die Phylogenie der Angiospermenblüte. *Beih. z. Bot. Zentralblatt*, 1935.
- Phylogenie u. Blattstellung im Blütenreich. *C. R. Congrès intern. Bot. Amsterdam*, 1935.



INDEX ALPHABÉTIQUE

A

- Aalénien, 40.
Abies, 386, 403, 405.
 Abiétinées, 385, 464.
Abietites, 386.
Acacia, 465.
 Acadien, 38.
 accélération, 261.
Acer, 460.
 Acéracées, 464.
Acetabularia, 73, 76.
 Acétabulariées, 74.
 Achariacées, 465.
Acicularia, 73.
Acithea, 246.
Acmopyle, 390, 395, 396, 398, 448.
 Acrocaryales, 276.
 acrodrome, 420.
 Actinidiacées, 459, 464.
Actinocyclus, 57.
Actinoporella, 68.
Actinoptychus, 57.
 actinostèle, 119.
Actinostrobilus, 392.
Adelophyton, 258.
Adiantum, 254, 260, 447.
 Adoxacées, 464.
Aeschynomene, 326.
Aetheotesta, 273, 286, 292.
 Agaricacées, 88.
Agathis, 373, 399, 401, 402.
Agathoxylon, 401.
 Agavales, 436.
 Age du Bronze, 42.
 — du Fer, 42.
 — du Renne, 42.
 — (de la Terre), 17.
Alaria, 101.
Albertia, 402.
 Albien, 41.
Alcicornopteris, 298.
 Aléthoptéridées, 290.
 aléthoptéridienne (fronde), 200.
Aléthopteris, 86, 270, 286, 288, 289, 291, 293, 445.
Algacites, 85.
Algites, 84, 85.
 Algonkien, 38.
 Algues, 36, 96, 387, 449, 451.
 Algues bleues, 43, 46.
 — brunes, 78.
 — rouges, 79, 103.
 Algues : potentialités anatomiques, 101.
 — phylogénèse, 103.
 — souplesse morphologique, 100.
 aligulés (Lycopodes), 168.
 Alismacées, 421.
Alismacites, 421.
 Alismatales, 421, 436, 459, 463.
Allicospermum, 337, 363, 409.
Almargemia, 337, 339, 340.
Alsophila, 244, 253.
Alsophilites, 253, 447.
 Alstroemériacées, 462.
 Alstroemériales, 436.
 alternance de générations, 97.
 Amaranthacées, 458.
 Amaryllidales, 436.
 Amentales, 421, 422, 430, 437, 461, 464.
 Amentiflores, 434.
 Amentotaxacées, 368, 403.
Amentotaxus, 396, 403.
Amphilithopyxis, 51.
Amphiroa, 84.
 Amphispheariacées, 88.
Amphitetras, 58.
Amyelon, 320.
 Anacardiées, 422, 431.
 Anachoroptéridacées, 202, 234, 236, 241.
Anachoropteris, 232, 236, 238, 240, 261, 301.
 anadrome, 264.
Androlepis, 356.
Andromeda, 422.
Androstrobilus, 338, 339.
Androstrobilus, 338, 339.
Androvettia, 396, 404.
Aneimia, 249.
Aneimites, 298.
Aneura, 95.
Aneurophyton, 126, 284, 441.
Angiopteris, 243.
 Angiospermes, 37, 40, 41, 292, 311, 410, 415, 419, 434, 448, 450.
 — (origine), 429 et suivantes.
 — (divisions systématiques), 434, 437.
 Ankyroptéridacées, 202, 210, 213, 221, 226, 263.
Ankyropteris, 213, 218, 221, 222, 226, 259, 264.
Annularia, 184, 187, 444.
Anomaloxylon, 390.
Anomodon, 96.
Anomopteris, 258.
Anomozamites, 336, 337, 344, 355.
 Anonales, 463, 436.
Antarcticoxylon, 293.
Antevsia, 311.
 anthérozoïdes, 91, 273.
Anthoceros, 104.
 Anthocérotacées, 105.
 Anthocérotales, 95, 105.
Antholithus, 35, 300, 304, 307, 311.
Anthophycus, 101.
 Anthracolithique (période), 39.
 — (flore), 443.
Anthracoporella, 66, 74.
Apidium, 68.
Aphlebia, 219, 245.
 aphlébies, 200.
Aphyllanthes, 462.
 Aphyllophorées, 202, 226, 232, 260.
Aphylopteris, 207, 256.
Aphralysia, 85.
 Apocynales, 436.
 Aponogétonales, 436.
 Apostasiacées, 463.
 appendices (de *Stigmara*), 140, 142.
Aptiana, 421.
 Aptien, 41.
 Aquitanien, 41.
Araucaria, 272, 308, 328, 384, 397, 399, 400, 402, 405, 448.
 Araucariacées, 368, 373, 378, 397, 399, 405, 407, 408, 409.
 Araucarinées, 368, 399, 406.
Araucarioxylon, 401.
Araucarites, 296, 316, 387, 400, 401.
Arachnoxylon, 203.
 Arales, 436.
Aralia, 421.
 Araliacées, 421.
Araliophyllum, 421.
Archagaricon, 89.
 Archéen, 38.
Archaeocalamites, 184.
Archaeolithothamnium, 81, 82, 83.
 Archaeomonadacées, 51.
Archaeomonas, 51.
Archaeopitys, 327.
Archaeopodocarpus, 396.
Archaeopteris, 198, 199, 256, 257, 258, 263, 442.
Archaeosigillaria, 137.
Archaeosphaeridium, 51.
Archaeothrix, 46.
Archaeoxylon, 439.

Archaeozoon, 44.
Aretohaiera, 363, 364.
Arctopodium, 207, 209.
 Argovien, 40.
Aristolochia, 421.
Aristolochiacées, 421, 424.
Aristolochiales, 434, 436, 437.
Arpeyylon, 215.
Articulées, 37, 39, **172**, 212, 313, 423, 426, 441, 444, 449.
 Artinskien, 39.
Artisia, 316.
Arthrocardia, 84.
Arthrodendron, 184.
Arthropitys, 184.
Arthrostigma, 136.
Artocarpidium, 421, 431.
Asclépiadacées, 432.
Ascomycètes, 36, 86, **87**.
Ascosoma, 85.
Asolanus, 137.
Aspergillacées, 87.
Aspidaria, 145.
Aspidiophyllum, 422.
Aspidopsis, 145.
Aspidistres, 436.
Asplenium, 254, 269.
Astérales, 436.
Astérocalamitacées, **183**, 444.
Astero calamites, 182, **183**, 184.
Asterochlaena, 203, 213, 222, **224**, 226, 232, 261, 266.
Asterochlaenopsis, 222, **225**, 232.
Asterophyllites, 184, 187.
Asteropteris, 203, 207, 209, **210**, 232, 442.
Asterotheca, 46, 243, 245.
Astéroxylicées, **111**, **119**.
Asteroxylon, **119**, 128, 136, 165, 168, 169, 212, 261, 266, 312, 441.
 — (évolution vasculaire), 119, 266.
 Astien, 41.
Astrocarpus, 428.
Astromylon, 184.
Athrotaxis, 370, 389, 390, **391**, 406, 408.
Athrotaxisopsis, 391.
Aulacera, 85.
Aulacotheca, 125, 292.
 Aulne, 464.
 Aurignacien, 42.
Austroclepsis, 222, **225**.
Austrotaxus, 402.
Autunia, 341.
 Autunien, 39.
Azolla, 254.

B

Bacillus, 45.
Bactéries, 43, **44**, 440.
 — ferrugineuses, 44, 46.
 — pathogènes, 46.
 — sulfureuses, 46.
Bactrydiées (Palmyres), 462.

Bactryllium, 58.
Baiera, 363, 367.
 Bajocien, 40.
Balanophorales, 434.
Balanopsidales, 434, 435.
Baragwanathia, 128, **135**, 167, 169, 171, 440.
Barinophyton, 110, 128.
Barinostrobus, 128.
Barrandeina, 137, 167, 441.
 Barrémien, 41.
 Bartonien, 41.
Basidiomycètes, 36, 86, 88.
Batidacées, 458, 462.
 Bathonien, 40.
Batidales, 434, 435.
Batophora, 72, 73, **74**.
Batrachospermum, 103.
Baltersia, 94.
Beania, 310, 338, 340, 359.
Beggiatoa, 46.
Belzungia, 70.
Bennetticarpus, 347, 355.
Bennettiales, 37, 40, 41, 329, 336, **343**, 407, 424, 429, 430, 431, 447, 448, 449.
Bennettistemon, 355.
Bennettitolepis, 355.
Bensonites, 206.
Berberidacées, 459, 464.
Berberidales, 436, 459.
Bergeria, 145.
Bernettia, 363.
Betula, 420, 422, 462.
Bétulacées, 422, 464.
Bicornes, 422-435, 437.
Biota, 392.
Bixales, 436, 459.
Bjuwia, 339, 341.
Blasia, 95.
Blechnoxylon, 302.
Blechnum, 221, 254.
Blosenbergia, 137, 168.
Boegendorfia, 172, 174.
 bogheads, 21, 27, **28**, 38.
Bornia, 184.
Borriginacées, 422.
Borriginales, 436.
Bornetella, 64, 72, 73, 74, 77, 78.
Bothrodendraces, 134, 139, 157, 442, 444, 446.
Bothrodendron, 157.
Bothrostrobus, 158.
Botryochioxylon, 213, 218.
Botrychium, 225, 247, **248**, 257, 260, 261, 262, 263.
Botryococcacées, 28, 59, **60**.
Botryococcus, 28, 29, 49, 61, 62.
Botryopteridacées, 202, **234**, 241, 245.
Botryopteris, 234, 237.
Bouetia, 65.
Boulaya, 290, 291.
 Bouleau (voir *Betula*), 464.
Bowenia, 336.
Bowenioloidées, 339.
Bowmanites, 176.

Brachyphyllum, 396, 401, 404.
Brasenia, 428.
Brittsia, 225.
Broeckella, 70.
Bromeliacées, 462.
Bromeliales, 436.
Brugmansia, 106.
Brunellacées, 458, 462.
Bruniacées, 465.
Bryophytes, 37, 93, 97, 101, 441, 444, 449.
 — (origine des), **104**, 129, 130.
Bucheria, 128.
Bucklandia, 336, 354, 356.
Buettneria, 460.
 Buntsandstein, 40.
 Burdigalien, 41.
Buradia, 384, 408, 445, 446.
Burmanniacees, 463.
Burmanniiales, 436.
Bursera, 431.
Butomacées, 428.
Butomales, 431, 436.
Butomopsis, 424.
Buxbaumia, 104, 107.
Byblidacées, 465.

C

Cactacées, 453.
Caetales, 431, 434, 436.
 Calabrien, 41.
Calamariées, 182.
Calamariophyllum, 184, 187.
Calamitacées, **184**, 444.
Calamites, 24, 40, 180, 184, **186**, 189, 190, 445, 446.
Calanitina, 186.
Calamodendron, 184.
Calamopityacées, 245.
Calamopitys, 284, 295, 314, 442.
Calamophytacées, 172.
Calamophyton, **172**, 192, 442.
Calamopteris, 296.
Calamostachys, 184, **187**, 194, 195.
Calathiops, 284, **298**.
 Calcaires, 18.
 — à *Chara*, 93.
 — à Nullipores, 79.
Calcinema, 85.
Callipteridium, 298.
Callipteris, 286, 288, 299, 445.
Callithamnopsis, 68.
Callitrichales, 434.
Callitris, **392**, 393.
Callitrites, 392.
Callitropsis, 392.
Callixylon, 315, 317, 327, 442.
 Callovien, 40.
Calycéracées, 458, 462.
Calymmatotheca, 279, 280, 298.
 Cambrien, 38.
 — (flore), 438.
Campanales, 434, 436.
 Campanien, 41.

- camptodrome, 420.
 Camptopteridées, 253, 254.
 Camptopteris, 253, 446.
 Canarium, 431.
 Cannacées, 462.
 cannel-coals, 27.
 Cannopilus, 52.
 Capparidales, 436.
 Caprifoliacées, 422, 464.
 Carbonifère, 39.
 Cardicarpus, 324.
 Cardiocarpon, 298.
 Caricacées, 462.
 Carnegia, 51.
 Carni, 40.
 carpelles, 419, 425, 427, 369.
 Carpenterella, 72.
 Carpentieria, 384, 408.
 Carpolithes, 286, 303.
 Carpolithus, 336.
 Carya, 416.
 Caryocaracées, 462.
 Caryophyllacées, 427.
 Caryophyllales, 436.
 Casuarina, 421.
 Casuarinacées, 421.
 Casuarinales, 434, 436, 437.
 catadrome, 204, 264.
 cathaysienne (flore), 446.
 Caulerpa, 66, 100.
 Caulerpacées, 59, 65, 100.
 cauloides, 133, 269.
 Caulopteris, 167, 246.
 Caytonanthus, 304, 307.
 Caytonia, 306.
 Caytoniales, 37, 40, 41, 300, 304, 306, 309, 429, 447, 449.
 Cèdre, 462 (voir Cedrus).
 Cedrelospermum, 421.
 Cedrostrobos, 387.
 Cedroxylon, 386, 387.
 Cedrus, 386, 387, 453.
 Célastracées, 422, 458.
 Célastrales, 422, 434, 435, 436, 437, 458, 463.
 Celastrus, 422, 460.
 Cénangiées, 88.
 Cénomaniens, 41.
 Centrolépidacées, 465.
 Centrolépidales, 437.
 Centrospermales, 427, 430, 434, 435.
 Cephalopteris, 442.
 Céphalotaxacées, 368, 403, 408, 464.
 Cephalotaxites, 403.
 Cephalotaxopsis, 403.
 Cephalotaxospermum, 403.
 Cephalotaxus, 403.
 Céphalothécacées, 465.
 Cephalotheca, 225, 258, 442.
 Céramiales, 79, 101.
 Ceratopteris, 254.
 Ceratostrobos, 390.
 Ceratozamia, 332, 335, 339, 342.
 Ceratozamites, 337.
 Cercidiphyllacées, 464.
 Ceroxylon, 451.
 Cetraria, 89.
 Ceyssatite, 56.
 Chaerophyllum, 422.
 Chaetangiées, 79.
 Chaetocladius, 85.
 Chaetomiacées, 87.
 Chaetopteris, 101.
 Chalmasia, 73.
 Chamaecyparis, 392, 395.
 Chamaerops, 420, 453.
 Champignons, 39, 86, 441, 449.
 Champignons (imparfaits), 86, 88.
 — (origine), 105.
 Chansithecra, 258, 446.
 Characées, 89.
 Characites, 93.
 charbons, 21, 38.
 — spéciaux, 21, 27.
 — mixtes, 27.
 Charme, 464.
 Charmouthien, 40.
 Charophytes, 39, 89, 97, 102, 193, 440, 441.
 — (origine), 104.
 Châtaignier, 464.
 Cheilanthes, 254.
 Cheilanthes, 286.
 Cheirolépidacées, 368, 399, 404, 448.
 Cheirolepis, 399.
 Cheirostrobacées, 180.
 Cheirostrobales, 172, 180, 195, 444.
 Cheirostrobos, 180, 194.
 Chelléen, 42.
 Chènes, 464 (voir aussi Quercus).
 Chénopodiées, 458.
 Chénopodiales, 436.
 Chiropteris, 446.
 Chlaenacées, 458, 461.
 Chlamynomonadacées, 36, 50, 59.
 Chlamydospermales, 308, 310, 415.
 Chlamydospermées, 37.
 Chlamydospermes, 409, 421, 424.
 Chlamydothrix, 44.
 Chlorellopsis, 86.
 Chlorocladius, 72, 73.
 Chlorophycées, 28, 36, 50, 96, 129, 440.
 Choffatia, 421.
 Chondrites, 85.
 Chorda, 78.
 Chorionopteris, 236, 238, 301.
 Choripétales, 435.
 Chroococcacées, 46.
 Chrysastrella, 51.
 Chrysomonadées, 50.
 Chrysostomatacées, 51.
 Chrysostomum, 51.
 Cingularia, 190.
 Cinnamonum, 420, 460.
 Circaeastracées, 459, 464.
 Cistacées, 464.
 Cladiscothallus, 29, 49.
 Cladonia, 89.
 Cladophlebis, 227.
 Cladoxylacées, 39, 202, 207.
 Cladoxylales, 199, 202, 207, 213, 214, 226, 258, 260, 263, 266, 287, 343, 380, 407, 441.
 Cladoxylon, 137, 207, 209, 210, 216, 226, 261, 442.
 Clathraria, 153.
 Clathropteris, 253, 254, 447.
 Clavariacées, 88.
 Clavator, 92.
 Clavatoracées, 92.
 Clepsydacées, 210, 213.
 Clepsydropsis, 209, 210, 211, 212, 213, 380.
 Clericia, 51.
 Cléthracées, 459, 461.
 Cliftonia, 101.
 Clypeina, 68, 75.
 Cnèoracées, 464.
 Coblenzien, 39.
 Coccolithophoridées, 50, 52, 439.
 Cocconeis, 58.
 Codiacées, 48, 59, 63, 93, 440.
 Codium, 48, 63.
 Codonospermum, 286.
 Codonithecra, 286, 290.
 Coelastracées, 59.
 Coelastrum, 60.
 Coelosphaeridium, 68.
 Coenopteridées, 202.
 Coenoxylon, 328.
 Coleospermum, 273, 275, 308, 312, 322, 417.
 Coleosporiacées, 88.
 Collenia, 44.
 Colpoxylon, 293.
 Columelliacées, 462.
 Columnifères, 421, 435, 437.
 Colymbaea, 400.
 Commélinales, 436.
 Composées, 424, 430, 432, 454, 458.
 Confervites, 85.
 Coniacien, 41.
 Coniférales, 368 (voir aussi Conifères).
 Conifères, 37, 39, 40, 41, 180, 212, 264, 328, 367, 368, 324, 407, 418, 444, 445, 447, 448, 449.
 Coniopteris, 253.
 Conipora, 72.
 Coniporées, 72, 76.
 Conites, 390, 401.
 Conjuguées, 36, 59, 96.
 Conostoma, 286.
 Contortales, 434.
 Contortées, 435, 437.
 Convolvulales, 437.
 Cooksgia, 128.
 Corallina, 84.
 Corallinacées, 79, 81.
 Corallinées, 81, 84.

- Coralliodendron*, 65.
Cordatanthus, 320, 322, 323, 383.
Cordalcarpus, 324.
Cordaphloios, 317.
Cordaitacées, 325, 410.
Cordaitales, 449, 451.
Cordaitées, 24, 25, 37, 39, 40, 270, 275, 315, 379, 400, 400, 407, 415, 418, 432, 442, 444, 445, 447.
Cordaites, 317, 325.
Cordaitylon, 316.
Cordaioxylon, 316.
Cordia, 422.
Coriariales, 436.
Coronella, 397, 398.
Corynepteris, 219, 262.
Corylus, 429.
Corynocarpacées, 458, 463, 465.
Corystospermacées, 37, 303, 309, 411, 447.
Coseynodiscus, 57, 58.
craspédodrome, 420.
Crataegus, 422.
Crétacé, 41.
Credneria, 422.
Crenothrix, 46.
Cribrosphaera, 52.
Cromérien, 42.
Crossolepis, 404.
Crossosomatacées, 459, 462.
Crossothea, 34, 272, 279, 280, 283, 310, 311.
Cruciales, 436.
Cruoriella, 84.
Cyparisiacées, 463.
Cryptogames vasculaires, 37, 443.
 — — angiosporangies, 270.
 — — gymnosporangies, 270.
Cryptomeria, 180, 369, 380, 389, 391.
Cryptomeriopsis, 88, 391.
Cryptomerites, 391.
Cryptonémiales, 79, 80.
Cryptozoon, 44.
Ctenidium, 340.
Ctenis, 331, 338, 339, 340, 341, 359.
Cucurbitales, 434, 435, 436, 437.
Culgoweria, 363, 364.
Cunninghamia, 380, 389.
Cunoniales, 436, 458, 463.
Cupressacées, 368, 374, 378, 392, 405.
Cupressinées, 368, 388.
Cupressinoxylon, 394, 395, 397, 405.
Cupressites, 394.
Cupressinocladus, 394.
Cupressus, 374, 380, 392, 394.
Cyanastracées, 461.
Cyanophycées, 43, 46, 49, 64, 440.
Cyathacées, 202, 251.
cyathium, 426.
Cycadales, 37, 39, 40, 41, 279, 282, 287, 317, 328, 330, 336, 343, 356, 380, 407, 409, 410, 424, 430, 447, 448, 449.
Cycadacées, 330, 336.
Cycadella, 344.
Cycadeoidea, 344, 345, 346, 347-353, 354, 355, 356, 357, 426, 429.
Cycadeospermum, 337.
Cycadinocarpum, 324.
Cycadites, 336, 337, 339, 341, 344, 399.
Cycadocarpidium, 409.
Cycadocephalus, 355, 356.
Cycadofillicinées, 271.
Cycadoidées, 337.
Cycadolepis, 355.
Cycadophytes, 329, 407.
Cycadospadir, 337, 339, 341.
Cycadoxylacées, 294, 341, 342.
Cycadoxylon, 294.
Cycas, 274, 330, 331, 332, 336, 337, 339, 356, 358, 430.
Cyclanthacées, 462.
Cyclanthales, 436.
Cyclocarpon, 324.
Cyclocrinées, 68, 74, 75, 76.
Cyclocrinus, 68, 75, 440.
Cyclopitys, 405.
Cyclopteris, 289.
Cyclospermum, 324.
Cyclostella, 58.
Cyclostigma, 137, 157, 442.
Cymbella, 58.
Cymopolia, 72, 73, 74, 76, 78.
Cyparisiidum, 394.
Cypéracées, 420.
Cypéales, 435, 436.
Cyrillacées, 458, 462.
Cystosetra, 79.
Cystoseirites, 79.
Czekanowskia, 364.
- D
- Dacrycarpus*, 396, 397.
Dacrydium, 372, 373, 390, 396, 398, 399, 404, 418.
Dactylopora, 72.
Dactyloporées, 72.
Dactyloporus, 88.
Dactylothea, 250.
Dadoxylon, 279, 296, 315, 316, 388, 401, 408, 441, 442.
Dalys, 85.
Dammara, 399.
Danaea, 199, 247.
Danaeopsis, 199, 245, 246.
Danaeites, 246.
Danien, 41.
Dasycladacées, 59, 66, 74, 96, 129, 441, 447.
Dasycladées, 72, 73, 74.
Dasycladus, 72, 73, 74, 76, 78, 85.
Dasyporella, 66, 440.
Dasyporellées, 66, 74, 75, 76.
Davallia, 199, 254, 447.
Davalliées, 254.
Dawsonites, 118, 124.
Decaisnella, 72.
Delesseria, 79.
Delesseriacées, 79, 80.
Delesserites, 80, 440.
Dematiacées, 88, 89.
Dendraena, 258.
Dermatolithon, 82.
Desmarestia, 78.
Desmarestiacées, 78.
Desmidiacées, 59.
Desmiodiophyllum, 327, 402, 421.
Desmocontées, 50, 53.
Desmopteris, 225.
Dévonien, 39.
 — (flore), 441.
Dialypétales, 435.
Diapensiées, 469, 461.
Diapensiales, 434.
Diatomées, 36, 56.
Diatomite, 56.
dichotomie, 264.
Dicksoniacées, 202, 251, 447.
Diclidanthéracées, 459, 462.
Dicotylophyllum, 422.
Dicranophyllum, 362, 366, 368.
Dicranum, 96.
Dicroidium, 309.
Dichlyocha, 52.
dictyoptéridienne (fronde), 200.
Dictyophyllum, 254, 447.
Dictyola, 103.
Dictyoxylon, 279, 286.
Dictyozamites, 336, 344.
Didéracées, 463.
Digitella, 72.
Dillénacées, 459.
Dilléniales, 436.
Dimastigobolus, 53.
Dimeropteris, 257.
Dimorphosphon, 64, 440.
Dinantien, 39.
Dineuron, 214, 216, 380.
Dinobryon, 50.
Dinoflagellées, 36, 50, 53.
Dioon, 330, 332, 334, 335, 336, 339.
Dioonidées, 339.
Dioonites, 339, 344.
Dioonitocarpidium, 338, 339, 340, 447.
Dioscoréales, 436.
Diospyrales, 435.
Diospyros, 422.
Diplotaxis, 216.
Diplopora, 68, 75.
Diploporées, 68, 75, 447.
Diplopteridium, 272, 298.
Diplotrema, 280, 286, 298.
Diptéridacées, 202, 253, 447.
Diptéridées, 254.
Dipteris, 249, 253, 254, 259.
Diptérocampacées, 196, 198.
Disconties, 421, 463.
Discoaster, 53.

Discoastéridées, 53.
Discopteris, 227.
Diselma, 392.
Distephanus, 52.
Distichophyllites, 397.
 Dogger, 40.
Dolerophyllum, 290, 292, 325.
Dolerotheca, 292.
Doliosobus, 403.
 Domérien, 40.
Doratophyllum, 331, 338, 339, 341.
Dorycordaites, 318.
 Dothidéacées, 88.
Dracontomelon, 431.
Drepanophycus, 136, 168, 169, 440, 441.
Duisbergia, 137, 441.
 durée (des temps), 17.
Dutoitia, 127.
 Dyas, 39.

E

Earthy tripolite, 57.
 Ebénacées, 421.
 Ebénales, 434, 436, 437.
Eboracia, 253.
 Ebriidées, 50, 55.
Ebriopsis, 56.
Echinocactus, 451.
Echinostrobos, 385, 391.
 Ectocarpales, 78.
Edraeylon, 279.
 Eifelien, 39.
 Elaeagnacées, 464.
Elatocladus, 397, 398, 399, 405.
Eleutherophyllum, 137.
 embryon, 270.
 Empires floristiques, 457.
Emplectopteris, 274, 446.
 Enanthioblastées, 435.
Encephalartos, 330, 332, 334, 335, 336, 337, 340, 346.
 endoscopique, 242.
 endotesta, 275.
Endoxylon, 296.
Endolepis, 368.
Entomolepis, 404.
 Eocène, 41.
Eospermopteris, 127, 284, 314, 442.
 Epacridacées, 458, 465.
Epicaea, 451, 464.
Epimastopora, 68.
 epimatum, 372.
Epiphyton, 48, 439.
Epithemia, 58.
Ephedra, 310, 329, 410, 412.
 Ephédriacées, 311, 380, 409, 449.
 époques (géologiques), 38.
 Equisétacées, 24, 183, 191, 444.
 Equisétales, 102, 172, 182, 195, 444, 447.
Equisetites, 191, 444, 447.

Plantes fossiles.

Equisetum, 172, 182, 191, 194, 444.
Eremopteris, 297, 298.
Eretmophyllum, 364.
Erica, 451.
 Ericacées, 422, 458, 459, 461, 465.
 Ericales, 434, 436.
 Eriocaulacées, 420.
 Eriocaulales, 436.
Eristophyton, 296.
Ernestiodendron, 380, 384, 408, 445.
 Erysiphacées, 88.
Escholtzia, 430.
 étamine, 314, 425.
 Etaptéridacées, 202, 213, 226, 232, 240, 241.
Etapteris, 218, 261.
Ettinghausia, 422.
Eucalamites, 186.
Eucalyptus, 422, 454, 461, 465.
 Eucommiacées, 459, 464.
Eucordaites, 318.
 Eucryphiacées, 465.
Eugeinitzia, 390.
 Euphorbiacées, 421, 426.
 Euphorbiales, 436.
 Eupomatiacées, 463.
 Eurhithidolépides, 153.
Eurhynchium, 96.
Eusigillaria, 153.
 Eusporangiées, 199, 202, 226, 232, 264.
 eustélie, 190, 195.
Eutacta, 400.
 Excipulacées, 88.

F

Fagacées, 421.
 Fagales, 434, 435, 436.
 Farnennien, 39.
 farine fossile, 56.
 — minérale, 56.
 — de montagnes, 56.
 — siliceuse, 20.
 Farineuses, 434.
Favularia, 153.
Feistmantelia, 289.
 feuille, 134, 169, 194.
 Ficoïdées, 431.
Ficophyllum, 422.
Ficus, 420.
 Filicales, 202, 248, 249, 441, 442, 444.
 Filicinées (Fougères), 24, 37, 39, 40, 41, 193, 198, 199, 202, 212, 226, 297, 337, 407, 423, 426, 441, 444.
Filicites, 286.
Fitzroya, 392, 397, 465.
 Flagellées, 36, 50, 96, 439, 440.
 Flandrien, 42.
 fleur, 313, 358, 375, 405, 424, 430.
 flores (développements), 439.
Foerstia, 109, 110.

Fokienia, 392.
 foliole (des Fougères), 260.
Fomes, 88.
 Formgenus, 35.
Fossombronia, 95.
Fothergilla, 422.
 Fouquieriacées, 462.
Fragilaria, 58.
 Frasnien, 39.
Fraxinus, 460.
Frenelopsis, 392.
 fronde (des Fougères), 259.
Frullania, 96.
 Fucacées, 78.
 Fuciales, 78, 102.
Fucus, 101, 129.
Furcula, 421.

G

Galaxaura, 79.
Gallionella, 46.
 Gamopétales, 433.
Gangamopteris, 303, 446.
 Garryacées, 462.
 Garryales, 434, 435, 436.
 gayets, 27.
 Gédinnien, 39.
Geinitzia, 390.
 Geissolomatacées, 458, 465.
 genre (de formes), 35.
 Gentianales, 436.
 Géorgien, 38.
 Géosiridacées, 463.
 Géraniacées, 434, 436.
Gigantopteris, 304, 446.
 Gigartinales, 79, 102.
Ginkgo, 35, 276, 282, 358, 359, 361, 362, 363, 367, 376, 406, 460.
 Ginkgoales, 37, 39, 40, 41, 340, 359, 363, 380, 406, 407, 409, 410, 424, 444, 445, 447, 448, 449, 464.
Ginkgoeladus, 398.
Ginkgooidium, 363.
Ginkgoites, 363.
Girvanella, 47, 439, 440.
 Givétien, 39.
Gleichenia, 199, 210, 250.
 Gleicheniacées, 199, 202, 249, 250, 272, 444, 447.
Gleichenites, 199, 251, 447.
Glenopteris, 246.
 Globigérines (bonnes à), 50.
 Globulariacées, 464.
Gloeocapsa, 29, 46.
Gloeocapsomorpha, 29, 49, 440.
Gloeocystis, 59.
Gloioconis, 46, 59.
Glossopteris, 200, 303, 384, 391, 408, 446.
 Glumiflores, 434, 435.
Glyptostroboxylon, 391.
Glyptostrobos, 389, 391, 399, 460.
 Gnétacées, 409.

Gnétales, 37, 409, 449.
Gnetopsys, 275, 276.
Gnetum, 353, 410, **414**.
Goldenbergia, 290, 291, **292**, 312.
 Gomortégacées, 462.
Gomphostrobus, 380, 382.
Gonatobotrys, 88.
Gonatobotryites, 88.
Gonyaulax, 54, 55.
Gonioloba, 70, 76.
Goniolithon, 82.
 Gonystylacées, 463.
Gosslingia, 115, 125.
 Gothlandien, 39.
 graine, 269, 313, 442.
Graminaephloios, 160.
 Graminales, 436.
 Graminées, 431, 454.
Grammatopteris, 232, **237**.
 Grès bigarré, 40.
 Greyiacées, 458, 463.
Gristhorpia, 35, **304**.
 Grubbiacées, 458, 465.
 Gruinales, 435, 437.
 Guttiférales, 434, 435.
 Guttifères, 421, 437, 458.
Gymnocodium, 79.
Gymnodinium, 55.
 Gymnospermes, 37, 198, 273, **329**, **407**, 435.
 Gynandrées, 434, 435.
Gyrogonites, 93.
Gyroporella, 68, 75.
Gyropteris, 216, 218.

H

Haemodorales, 436, 463.
Halleoryne, 73, 77, 78.
Halidrys, 79.
Halimeda, 64.
Haliseris, 102.
Haliserites, 86, **113**, 117, 440.
Halopteris, 168.
 Hamamélidacées, 422, 458, 459.
 Hamamélidales, 422, 434, 435, 436, 437.
Haplopteris, 257.
Hapaloxyton, 317, 325, 326.
 haplochéile, 329, 418.
Haplophloea, 79.
Hartzia, 363, 364.
Hausmannia, 254, 447.
 Hauterivien, 41.
Hedeia, 126, 312, 440.
Hedströmia, 64.
Helenia, 136.
Heleniella, 136.
Helicoma, 89.
Heliodiscoaster, 53.
Helminthostachys, 247.
 Hélobités, 421, 434, 435.
Helychrysum, 465.
Hemidiscoaster, 53.
Hepaticites, 95.
 Hépatiques, 37, 95.
Hermesinella, 56.

Hermesinum, 56.
Herminiera, 326.
Heterangium, 279, **284**, 288, 294, 296, 380.
Heterocladium, 96.
 Hétérophyllophorées, 202, **207**, 264.
 Hétéropyxidacées, 458, 463.
 Hêtre, 451, 465.
 Hettangien, 40.
Hexaclinis, 392.
Hexagonospermum, 298.
Hexapterospermum, 288.
Hexatraspermum, 286.
Hicklingia, 113.
Hierogramma, 210, 226.
 Himantandracées, 463.
 Hippuriales, 434.
Hirmeriella, 399.
 Holocène, 42.
 Holophyllophorées, 202, 226, 261, 263.
Hornea, 115, 440.
 Hornéacées, 111, **115**.
Horneophyton, 105, 115, 127, 129.
Hostimella, 115, 117, 123, **124**, 128, 255, 440.
 houilles, 21.
 houilles (genèse des), 29.
Hovassebria, 56.
 Huronien, 38.
Huttonia, 187.
 Hydnacées, 88.
Hydnites, 88.
 Hydrangéacées, 464.
 Hydrodictyacées, 59.
Hydropterangium, 250, 304.
 Hydrostachyales, 434.
Hyenia, 173, 183, 192, 440.
 Hyénacées, 172, **173**.
 Hyménophyllacées, 199, 202, 249, **251**, 256, 261, 444.
Hymenophyllites, 251.
Hymenophyllum, 251.
 Hypochnacées, 88.
 Hypocréacées, 87.
Hypoxyton, 88.
 Hystériacées, 88.
Hystrichosphaera, 55.
 Hystrichosphaeridées, **53**, 50.
Hystrichosphaeridium, 55.

I

Ilex, 422, 460.
Illinoicarpa, 161, 163.
Indostrobus, 399.
 Inflorescences, 426.
 Invasion foliaire, 214, 231, 245, 267.
 Inversicaténales, 39, 200, 202, **232**, 240, 241, 258, 261, 444, 445, 447, 449.
 Iridacées, 465.
 Iridales, 436.
 Iridoptéridales, 199, 202, **203**, 256, 441.

Iridopteris, 203, 442.
 Isoétacées, 134, **159**.
Isoetes, 134, 159, 166, 265.
Isoetes, 159.
Ixostrobus, 409.

J

Jais, 20.
Jodotella, 72.
Jordania, 324.
 Juglandacées, 422, 458, 464.
 Juglandales, 415, 416, 434, 435, 436.
Juglans, 416, 422, 460.
 Julianacées, 458, 462.
 Julianales, 434.
 Juncaginacées, 459.
 Juncaginales, 169, 436.
 Juncals, 436, 463.
Jungermannia, 96.
Jungermannites, 96.
Juniperoxyton, 394.
Juniperus, 374, 377, 392, **394**, 405, 415.
 Jurassique, 40.

K

Kaloxylon, 279.
Kalymma, 296.
Karreria, 72.
Keteleeria, 386.
 Keuper, 40.
Kidstonia, 227.
 Kieselguhr, 56.
 Kieselmehl, 56.
 Kimméridgien, 40.
Klukia, 250, 447.
Knorria, 145.
Knorripteris, 258.
Kosmogyr, 93.
Kosmogryrella, 93.
Kramera, 315, 327.
 Kulm, 39.

L

Laccopteris, 251, 447.
 Lacistémacées, 458, 462.
 Lactoridacées, 462.
 Ladinien, 40.
Lageniastrum, 60.
Lagenospermum, 281.
Lagenostoma, 34, 271, 275, 276, 279, **281**, 286, 309, 314.
Laggynophora, 93.
 Lamiales, 436, 463.
 Laminaires, 97, 102.
 Laminariacées, 78.
 Laminariales, 78, 101.
Larix, 372, **385**, **387**.
Larvaria, 72, 76, 77.
 Lattorfen, 41.
 Lauracées, 420.
 Laurales, 436.
Lauroxyton, 421.
Laurus, 421, 460.

- Lebachia*, 35, 324, 368, **380**, 406, 408, 418, 444, 445.
Lecrosta, 384, 408.
Légumineuses, 422, 428, 430.
Leiodermaria, 153.
Leitnériacées, 462.
Leitnériales, 434, 435, 436.
Lejeuna, 96.
Lemanea, 103.
Lemoineella, 72, 76.
Lennoacées, 459, 462.
Lepatocyclotes, 338, 447.
Lépidocarpacées, 134, **161**.
Lépidocarpon, 161, 163, 313, 442, 443.
Lépidodendracées, 24, 34, 40, 134, **143**, 152, 442, 443, 445, 446.
Lépidodendron, 86, 87, 134, 137, **143**, 157, 169, 379, 387, 442.
Leptodiplois, 151.
Lépidophyllum, 145.
Lépidophytals, 134, **138**.
Lépidopteris, 300, 311, 447.
Lépidospermales, 134, **161**, 444.
Lepidostrobus, 143, **147**, 163, 195, 312.
Leptocarpon, 324.
Leptocyclotes, 330.
Leptophloeum, 138, 170, 442.
Leptosporangées, 199, 202, 226, **248**, 258, 423, 443, 447, 449.
Leptostrobus, 362.
Leptotesta, 276, 277.
Leptothrix, 46.
Lescuropteris, 274.
Leskea, 96.
Lessonia, 78, 101.
Leveillea, 101.
Lias, 40.
Liasophycus, 79.
Libocedrus, 212, 392, **393**, 408, 465.
Lichens, 36, 89, 440, 441, 445.
Lignite, 20.
Ligule, 145, 146, **169**.
ligulés (Lycopodes), 169.
Ligustrales, 434, 437.
Ligustrées, 435.
Liliacées, 422, 458, 459.
Liliales, 436.
Liliiflorales, 435.
Liliiflores, 422, 434.
Limnanthacées, 465.
Lindsayées, 254.
Linguiifolium, 303.
Linoporella, 70, 75.
Linoporellées, 70, 75, 76.
Linopteris, 286, 290.
Liquidambar, 422, 460.
Liriodendron, 460.
Lissocarpacées, 459, 462.
Litharchaeocystis, 51.
Lithesphaerella, 51.
Lithocaulon, 81.
Lithophyllum, 81, 82, **83**.
Lithoporella, 82.
Lithothamnium, 81, 82, **83**.
Lithuropyxis, 51.
Lobatannularia, 446.
Loganella, 113.
Loganiales, 436.
Lomatophloios, 151.
Lomentaria, 79.
Lomentarites, 79.
Lonchopteris, 289, 304.
Londinien, 41.
Lophocolea, 96.
Loranthacées, 428.
Lotharingien, 40.
Lowiacées, 463.
Loxosomacées, 202, **251**, 261, 447.
Lusitanien, 40.
Lutétien, 41.
Lycoperdacées, 88.
Lycopodiniées (Lycopodes), 37, 39, 119, **133**, 165, 193, 194, 198, 406, 423, 440, 441, 442, 444, 446, 449.
Lycopodiniées anciennes, 134.
Lycopodiacees, 134, **165**, 168.
Lycopodiales, 134, **165**.
Lycopodites, 165, 441.
Lycopodium, 119, 135, 137, **165**, 171, 198, 267.
Lycoostrobus, 167.
Lyginodendracées, 278.
Lyginodendron, 279, 285.
Lyginopteridacées, 278, 293.
Lyginopteris, 34, 271, 272, 274, **278**, 280, 283, 285, 289, 296, 300, 317, 326, 380.
Lygodium, 232, 250.
Lynamula, 52.
Lythrales, 436, 463.
- M**
- Macrocyttis*, 101.
Macroporella, 68, 75.
Macrostachya, 187.
Macrozamia, 330, 332, 334, 335, 336.
Madotheca, 96.
Maestrichtien, 41.
Magdalénien, 42.
Magnolia, 358, 421.
Magnoliacées, 421.
Magnoliales, 424, 431, 436, 462.
Maesherbiacées, 462.
Mallomonas, 50.
Malm, 40.
Malpighiales, 436.
Malvales, 434, 436.
Mamillaria, 453.
Marattia, 199, 242, 267.
Marattiacees, 202, **242**.
Marattiales, 202, **242**, 256, 259, 266, 264, 300, 423, 444, 449.
Marattiopsis, 199, **246**.
Marcgraviacées, 458, 462.
Marchantia, 95.
Marchantites, 95.
Mariopteris, 298, 445.
Maroesia, 138.
Marpolia, 46, 439.
Marsilia, 250.
Marsiliacées, 199, 202, 249, **250**.
Mastopora, 68, 440.
Matonia, 199, **251**.
Matoniacées, 202, 251, 447, 463.
Matonidium, 251.
Matoniella, 251.
Maucheria, 127.
Maupasia, 72.
Mazocarpon, 151, 153, 154, **155**, 159, 171.
Medullosa, 271, 286, 287, 292, 314, 336, 342, 343.
Médullosacées, 277, **286**, 288, 290, 336, 341, 342, 343, 410, 445.
Médullosées, 212, 273.
Megalopteris, 301.
Mégaloxyliacées, 294.
Megaloxylon, 294.
Megaphyton, 245, 246.
Megatheca, 284.
Mélanconiacées, 88.
Melanospores, 87.
Melanostrophus, 110.
Mélèze, 372, 464 (voir encore *Larix*).
Méliacées, 421.
Méiales, 421, 436, 437.
Mélianthacées, 458, 463.
Melobesia, 82, **83**.
Mélobésiées, 80, 81, **82**.
Meminella, 72.
Ménispermacées, 421, 422.
Menispermities, 421.
Menopteris, 221.
Mesembryanthemum, 427.
Mesembryoxylon, 399.
Mesocalamites, 184, **185**.
Mésocaryales, 276, 289.
Mesophyllum, 82, 83.
Mesopitys, 328.
Mesostrobus, 157.
Mésoxylées, **325**, 328.
Mesoxylon, 317, **325**, 328.
Metacalamostachys, 187, **188**, 194.
Metaclepsydropsis, 213, 215, 217, 218.
Metacordaites, 37, 325, 326.
Metasolenopora, 81.
méthode (du Plomb), 18.
Metzgeria, 95.
Miadesmia, **163**, 169, 313, 444.
Miadesmiacées, 134, 161, **163**.
Microcachrys, 396, 465.
Microcheiris, 399.
Micrococcus, 44, 45, 46.
Microcodium, 65.
Microcycas, 334.
Microlepidium, 391.
Microsporites, 386.
Microthyriacées, 87.

Mülleria, 255, 256.
Mimosa, 294.
 Miocène, 41.
Mistcherlichia, 85.
Mitcheldeania, 48, 64.
Mitcheldéaniées, 63, 64.
Mitrospermum, 324.
Mittagia, 257, 263, 313.
Mizzia, 68.
Moltenia, 338, 339, 340, 447.
Monocarpia, 258.
Monochlamydées, 435.
Monocotylédones, 37, 288, 292, 318, 337, 422, 430, 432, 435, 437.
Monopode, 264.
Monotropacées, 459, 461, 464.
Monotrope, 106.
Montiella, 72, 76, 77.
Montien, 41.
Morania, 85, 439.
Morieonia, 394.
Morosporium, 89.
 morphologie (et parasitisme), 106.
 Moscovien, 39.
 Mousses, 37, 91, 93, 96, 103, 107, 451.
 Moustérien, 42.
Mucédinées, 88.
Mucedites, 88.
Mucoracées, 86.
Muniera, 68.
Musa, 339.
Muschelkalk, 40.
Muscinées, 106.
Muscites, 96.
Mycorhizes, 86.
Mycosphaerellacées, 88.
Myelopteris, 286.
Myeloxylon, 271, 286, 293, 294.
Myrica, 416, 422.
Myricacées, 422, 424, 434.
Myricales, 435, 436.
Myrmektoporella, 70.
Myrothamnacées, 458.
Myrsina, 422.
Myrsinacées, 422.
Myrsinales, 436, 437.
Myrtacées, 422.
Myrtales, 422, 434, 435, 436, 437.
Myxomycètes, 36, 48.
Myzodendracées, 459, 465.

N

Nageiopsis, 397.
Najadales, 436.
Nannoceratopsis, 55.
Nathorstiana, 159.
Navicula, 58.
Neckera, 96.
Nelumbium, 421, 426.
Némalionales, 79.
Nématococcacées, 106.
Nematophycus, 108.
Nématophytes, 37, 85, 108, 440.

Nematophyton, 108.
Nematohallus, 108.
Neocalamites, 191, 192, 446, 447.
Néocomien, 40.
Néogène, 41.
Néolithique, 42.
Néomérées, 72.
Neomeris, 72, 73, 74, 76, 77.
Nereocystis, 101.
Nerium, 460.
Nertocaryales, 276.
Neuroptéridées, 290.
Neuroptéridienne (fronde), 200, 258.
Neuropteridium, 258, 446.
Neuropteris, 270, 273, 286, 288, 289, 290, 293.
Neuropteris (voir *Neuropteris*).
Nilssonia, 355.
Nilssoniales, 37, 301, 328, 337, 340, 359, 424, 448, 449.
Niponophyllum, 327.
Nitella, 93.
Nitelopsis, 93.
Noeggerathia, 196, 198, 292, 364.
Noeggerathiales, 137, 172, 194, 196, 337, 443, 445, 449.
Noeggerathiopsidées, 325, 327.
Noeggerathiopsis, 327.
Noeggerathiostrabus, 197.
Nolanacées, 462.
 nomenclature, 34.
Norien, 40.
Norimbergia, 250.
Nostocites, 48.
Notochloena, 200, 249, 254.
Nummulitique, 41.
Nummulospermum, 303.
Nymphaecées, 421.
Nystroemia, 446.

O

Odontoptéridienne (fronde), 200.
Odontopteris, 270, 286, 289, 293.
Odontopterocarpus, 286, 289.
Oenanthe, 422.
Oktoknematacées, 458, 463.
Olacales, 436.
Oldhamia, 85.
Oligocarpia, 250, 258, 440.
Oligocène, 41.
Oligoporella, 68.
Oliniacées, 463.
Ombellifères, 422, 432.
Ombelliflores, 421, 434, 437.
Omphalophloios, 159, 161.
Onoclea, 254.
Ontheodendron, 400.
Oolithique, 40.
Oochytriacées, 86.
Opegrapha, 89.

Opegraphites, 89.
Operculées, 95.
Ophiobolacées, 50, 53.
Ophiobolus, 53.
Ophioglossacées, 200, 202, 443.
Ophioglossales, 226, 232, 247, 256, 258, 260, 264, 449.
Ophioglossites, 247.
Ophioglossum, 247.
Orchidales, 436.
Orchidées, 432.
Ordovicien, 39.
Oreodaphne, 460.
Orestovia, 114.
Orioporella, 73.
Orobanchacées, 464.
Ortonella, 64.
Oscillatoriacées, 46, 439, 440.
Osmondacées, 199, 202, 226.
Osmondales, 202, 226, 258, 260, 268, 423, 444, 447, 449.
Osmondes, 199, 240, 249, 262.
Osmunda, 227, 230, 232, 233, 249.
Osmundites, 229, 230, 268.
Otozamites, 339, 344.
Ottokaria, 289.
Ouralien, 39.
Outesia, 51.
Ovaire, 430.
ovule, 269, 275, 314, 357, 376, 383, 415, 424, 427, 442.
Oxfordien, 40.

P

Pachypteris, 309.
Pachytesta, 288, 290, 312.
Pachytheca, 85, 439, 440, 441.
Pagiophyllum, 397, 401.
Palaeochara, 92.
Palaeocharacées, 92.
Palaeocladas, 72, 398.
Palaeocycas, 330, 331, 332, 338, 339.
Palaeocyparis, 394, 446.
Palaeodasycladus, 72.
Palaeoflicinées, 202.
Palaeohalydris, 79.
Palaeohepatica, 95.
Palaeomyces, 86.
Palaeonitella, 92, 441.
Palaeoperidinium, 55.
Palaeopitys, 272, 297, 314, 441, 442, 443.
Palaeoporella, 64, 440.
Palaeopteridium, 196.
Palaeostachya, 184, 188.
Palaeotacites, 384, 408.
Paléocène, 41.
Palissya, 399, 404.
Paliurus, 422.
Palmales, 436.
Palmiers, 432, 451, 453, 461.
Palmophyllum, 364, 420.
Pandacées, 458, 463.
Pandales, 434.

- Pandanales, 434, 435, 436.
 Papavéracées, 464.
 Paracedroxylon, 395.
 Parachaeetes, 81.
 Paradoxopteris, 231, 253.
 Pararaucaria, 400.
 Pararchaeomonas, 51.
 Paranoeladus, 384, 403, 408, 445.
 Parapitys, 328.
 parasitisme (morphologic), 106.
 parichnos, 145.
 Pariétales, 429, 434, 435, 437.
 Parka, 85, 110, 440.
 Parkerella, 72.
 Parkeriacées, 202, 254.
 Passiflora, 425.
 Passiflorales, 436.
 pécoptéridienne (fronde), 200.
 Pecopteris, 46, 200, 245, 246, 250, 270, 274, 297, 445, 446.
 Pectinophyton, 128.
 Pediastrum, 60.
 Pelargonium, 465.
 Pelourdea, 327.
 Peltaspermacées, 37, 311, 447.
 Pénaeacées, 458, 465.
 Penicillites, 87.
 Penicillus, 65.
 Peperomia, 416, 418.
 Pereskia, 453.
 Péridinens, 53.
 Peridinium, 55.
 périodes (géologiques), 38.
 Périsporiacées, 88.
 Permien, 39.
 Permo-carbonifère (flore), 443.
 Péronosporacées, 86.
 Persea, 460.
 Personales, 436.
 Persoonia, 424.
 Pestalozzia, 88.
 Pestalozzites, 88.
 Petermanniacées, 458, 465.
 pétioles, 24, 46.
 Petrascula, 70.
 Pétrasculées, 70, 76.
 Petrophyton, 81.
 Pétrosaviacées, 459, 463, 464.
 Petunia, 425.
 Peucedanum, 422.
 Peuplier, 464.
 Pézizacées, 88.
 Phacotacées, 59.
 Phacotus, 59.
 Phaciadacées, 88.
 Phaeophycées, 36, 78, 96, 128, 440.
 Phanérogames, 37, 91, 195, 270, 313, 329, 341, 367, 419, 425.
 Phanaerosorus, 251.
 Phascum, 96.
 Pharosphaera, 396, 465.
 Philésiades, 465.
 Philodendron, 462.
 Philophorosperma, 309, 310.
 Philydracées, 463.
 Phlebopteris, 251.
 Phloeocaulon, 101.
 Phoenicopsis, 363, 364.
 Phycomycètes, 36, 86, 400.
 Phylladoderma, 325.
 Phyllites, 399, 420.
 Phyllocladites, 398.
 Phyllocladroxylon, 399.
 Phyllocladus, 395, 396, 398, 404.
 Phyllophora, 97, 105.
 Phyllophorales, 40, 199, 241, 444, 447, 449.
 Phyllophore, 203, 259.
 Phyllophorées, 202, 226, 258, 260, 263.
 phyllorhize, 268.
 Phyllostrobilus, 393.
 Phyllothea, 192, 444, 446.
 phylogénèse (des grands groupes), 449.
 Physoporella, 68, 75.
 Picea, 85.
 Picea, 378, 385, 387.
 Piceites, 387.
 Piceoxylon, 385.
 Pietzschia, 207, 210, 442.
 Pila, 28, 60, 61.
 Pilodea, 79.
 Pilularia, 250.
 Pinacées, 368, 371, 378, 385, 401, 407, 408, 418, 461.
 Pinacodendron, 137.
 Pinaster, 388.
 Pinites, 296, 316, 366, 386, 388.
 Pinnularia, 58, 184.
 Pins, 367, 372, 377, 378, 385, 462.
 Pinus, 380, 385, 388, 405.
 Pinuxylon, 385, 388.
 Piper, 416, 418, 430.
 Pipéracées, 415, 416.
 Pipérales, 418, 430, 434, 435, 436, 437, 456.
 Piroconites, 355, 356.
 Pirolacées, 459.
 Pissadendron, 327.
 Pistacia, 422.
 Pitcairnia, 462.
 Pittosporales, 436, 461.
 Pityacées, 317, 325, 327.
 Pityanthus, 386.
 Pityites, 386.
 Pityocladus, 386.
 Pityophyllum, 386.
 Pityospermum, 386.
 Pityosporites, 302.
 Pityostrobilus, 386.
 Pityoxylon, 316, 385.
 Pitys, 317, 327.
 plantation, 427, 430.
 Plagiotamites, 196, 337.
 Plaisancien, 41.
 Planoxylon, 402, 405.
 Plantaginales, 434, 436, 437.
 Platanacées, 421, 422, 464.
 Platanus, 421, 460.
 Platyzoma, 199, 249, 250.
 Pléosporacées, 88.
 Pleosporites, 88.
 Pleuroméia, 143, 166, 447.
 Pleuroméiales, 134, 166.
 Plensbachien, 40.
 Plinthiotheca, 290.
 Pliocène, 41.
 Plocamium, 101.
 Plomb (méthode du), 18.
 Plumbaginales, 434, 435, 437.
 Plutonia, 405.
 Poacordaites, 318, 325.
 Podocarpacées, 368, 372, 376, 378, 395, 396, 399, 404, 407, 408, 409, 448.
 Podocarpinées, 395.
 Podocarpus, 337, 387, 390, 391, 395, 396, 397, 398, 399, 403.
 Podocarpozylon, 396, 399.
 Podoloma, 254.
 Podostémales, 434, 436.
 Podostémonacées, 461.
 Podozamites, 336, 392, 397, 399, 401, 408.
 Polémoniales, 436.
 Polémoniacées, 464, 465.
 polishing slate, 56.
 Pollenites, 34, 381.
 Polycarpiques, 421, 435, 437.
 Polyangium, 288.
 Polygalales, 436, 437.
 Polygonales, 435, 436.
 Polylophospermum, 286.
 Polymorphocodium, 64.
 Polypodiacées, 199, 202, 249, 254, 448.
 Polypodiopsis, 397.
 Polypodium, 254, 447.
 Polyporacées, 88.
 Polystiphonia, 102.
 polystélie, 200, 266, 267, 341.
 Polytrichum, 96.
 Polyzonia, 101.
 Pontédériacées, 463.
 Pontien, 41.
 Populus, 421, 460.
 Porodendron, 157.
 Poroxylées, 325, 326.
 Poroxylon, 285, 326, 328.
 Portlandien, 40.
 Postdamien, 38.
 Postelsia, 78.
 Potamogétonales, 436.
 Pothocilopsis, 184.
 Potontea, 286, 290, 301, 313, 426.
 Potoniéines, 290.
 Pramelrewthia, 304.
 PréCambrien (flore), 429.
 Préphanérogames, 37, 269, 313, 328, 400, 441, 424.
 Prepinus, 387, 388.
 Primaire, 38.
 Primocorallina, 68, 440.
 Primocorallinées, 68, 74, 75, 76.
 Primoflites, 202.

Primulacées, 422.
 Primulales, 434, 435, 436, 437.
Proaraucaria, 401.
 Proleptosporangiées, 258.
Protasolanus, 137.
 Protéacées, 422, 424, 465.
Proteaephyllum, 422.
 Protéales, 422, 434, 435, 436, 437.
 Protoarticulées, 172, 192, 195.
 Protoascomycètes, 36.
 Protobasidiomycètes, 36.
Problechnum, 247, 446.
Protocalamites, 182, 185.
Protoclepsydraxis, 218, 221.
Protolepidodendron, 134, 136, 167, 168, 170, 184, 193, 441, 442.
Protolepidodendropsis, 137.
Protomyces, 87.
 Protomycétacées, 87.
 Protophycées, 28, 29, 36, 49, 96, 440.
 Protopityacées, 296.
Protopitys, 296, 314, 442.
Protopteridium, 124, 203, 255, 256, 258, 259, 441, 443.
Protopteris, 253.
Protosalvinia, 109.
 protostèle, 266, 342.
 Prototaxitales, 108.
Prototaxites, 108, 110, 441.
Prunus, 422, 462.
Psaronius, 243, 246.
Pseudoaraucaria, 401.
Pseudobornia, 175, 184, 442.
 Pseudoborniacées, 175.
 Pseudoborniales, 172, 175, 195.
 pseudo-cannelcoals, 27.
Pseudochaetetes, 81.
Pseudoctenis, 339.
Pseudocycas, 336, 344, 355, 356.
Pseudodanaeopsis, 246.
Pseudogeinitzia, 390.
Pseudolarix, 387.
Pseudolithophyllum, 82.
Pseudopolyporus, 88.
Pseudopterophyllum, 337, 339, 341.
Pseudosporochnaeas, 111, 117.
 Pseudosporochnales, 117.
Pseudosporochneus, 110, 117, 170, 184, 193.
Pseudoscydium, 92, 93.
Pseudotorellia, 363, 364.
Pseudotsuga, 379, 385, 386, 404.
Pseudovoltzia, 384.
 Psilophytacées, 111, 117.
 Psilophytales, 117.
 Psilophytinées (Psilophytes), 37, 39, 94, 105, 110, 117, 123, 124, 131, 193, 203, 207,

212, 226, 263, 272, 407, 426, 440, 441, 450.
 Psilophytinées (rapports avec les autres groupes), 128.
 — (origine), 129.
 — (importance morphologique), 131.
Psilophyton, 110, 115, 117, 123, 127, 136, 170.
 Psilotacées, 105, 131.
 Psilotinées, 37, 105, 131, 198.
Psilotum, 120, 131, 204, 206, 264, 267.
Psygmophyllum, 137, 363, 364, 441, 442.
 Ptéridospermées, 24, 25, 37, 39, 40, 41, 86, 125, 212, 225, 243, 247, 250, 257, 269, 270, 272, 294, 311, 328, 357, 378, 396, 407, 417, 426, 440, 443, 446, 447, 448, 449, 450.
 Ptéridophytes, 128.
Pteridospermostrobus, 280.
Pteridozamites, 273, 298.
Pteris, 254, 308.
Pterocarya, 460.
Pterophyllum, 197, 338, 341.
Pteruchus, 309.
Pterygophora, 101.
Ptilophyllum, 339, 344, 354.
Ptilozamites, 304, 359.
Ptychocarpus, 245, 246.
Ptychoxylon, 294, 342, 343.
 Pucciniacées, 88.
 Punicacées, 464.
 Purbeckien, 40.
 Pythiacées, 86.
Pythites, 86.
Pythium, 87, 105.
Pytyoxylon, 385.
Pyridicula, 58.

Q

Quaternaire, 41, 42.
Quercophyllum, 422.
Quercus, 421, 454, 460.
 Quilnacées, 458, 462.

R

Rachiopteris, 204, 279.
 racine, 135, 265, 266.
Radicitis, 184.
Radula, 95.
Rafflesia, 106.
 Rafflesiacées, 106.
Rajmahalia, 355, 356.
Ramalinites, 89.
 ramification, 259, 264.
 Ranales, 433, 434, 436.
 Randannite, 56.
Raritanian, 405.
 Rauracien, 40.
Regnellidium, 250.
Reimannia, 203.
Reinschia, 28, 29, 60, 61.
Renaultia, 257.

Renaultifilicales, 202.
 Résédacées, 305, 309, 464.
 Restionacées, 420, 465.
Retinospora, 395.
Retinosporites, 395, 399.
Rhabdocarpus, 274, 286, 287, 292, 324, 326.
Rhabdoporella, 66, 75, 440.
Rhabdospermum, 324.
Rhacophyton, 213, 225.
Rhacopteris, 257.
 Rhamnacées, 422.
 Rhamnales, 422, 434, 435, 436, 437, 458, 463.
Rhamnus, 422.
 Rhétien, 40.
 Rhétinangiacées, 294.
Rhétinangium, 294.
Rhexoxylon, 288, 293.
Rhipidopsis, 363, 367.
Rhipsalis, 462.
Rhipidzamites, 325.
 Rhizocaulon, 420, 432.
Rhizocordaites, 320.
Rhizodendron, 253.
Rhizogonium, 96.
Rhizomorpha, 89.
Rhodea, 225.
Rhodeites, 225.
 Rhodophycées, 36, 49, 79, 96, 97, 101, 103, 129, 440.
 Rhodoméniaacées, 79.
 Rhodyméniales, 79, 102.
 Rhœadales, 434, 435, 436, 437.
 Rhopalocarpacees, 463.
Rhus, 422.
Rhynia, 111, 115, 119, 120, 123, 142, 261, 266, 268, 312, 441.
 Rhyniacées, 105, 111.
 Rhyniales, 111, 130, 204, 242, 259.
Rhytidolepis, 137, 153.
Riccia, 95.
Riella, 95.
Rivularia, 46.
 Rivulariacées, 46, 48.
 Roches (de fossiles), 20.
Rogersia, 422.
Rosa, 425.
 Rosacées, 422.
 Rosales, 422, 434, 435, 436, 437.
 Rotliegendes, 39.
Rotondotiospermum, 286, 288.
 Roxburghiacées, 463.
 Rubiales, 422, 434, 435, 436, 437.
 Ruscacées, 464.
 Rutacées, 462, 465.
 Rutales, 436.

S

Saurodiscinites, 198.
Sauropteris, 198.
Sabal, 420, 460.
Sabulia, 421.
 Sahélien, 41.

- Sagenopteris*, 304, **308**.
 Saint-Priestien, 42.
 Salicacées, 421, 464.
 Salicales, 434, 435, 436.
 Salicornes, 451.
Salix, 421, 425, 427.
Salpingoporella, 68.
Salvinia, 254.
 Salviniacées, 202, **254**.
 Salviniales, 199, 202, 248, **254**.
Samaropsis, 275, 288, 298, 323, 324.
 Santalacées, 428, 459.
 Santalales, 434, 435, 436, 437, 458, 462.
 Santonien, 41.
 Sapin, 302, 385, 451, 464.
 Sapindacées, 421, 458.
 Sapindales, 421, 422, 436, 437, 458, 463.
Sapindophyllum, 421.
Sapindopsis, 421.
Saprolegnia, 87.
 sapropèle, 60.
Sargassum, 79.
 Sargentodoxacées, 463, 464.
 Sarracéniaées, 462.
 Sarracéniales, 435, 436.
Sassafras, 421, 460.
 Saules, 462.
Saxegothaea, 377, 396, 397, 465.
Saxegothopsis, 397.
 Saxifragacées, 464.
 Saxifragales, 436.
 Saxonien, 39.
Scapania, 96.
 Scénédsmacées, 29, **59**.
 Scheuchzériacées, 459, 464.
 Schizéacées, 199, 202, **249**, 447.
Schizaea, 249.
Schizaeopsis, 249.
Schizolepidella, 96.
Schizolepis, 404.
Schizoneura, 192, 444, 446, 447.
 Schizophytes, 36, 39, **43**, 48, 96, 97, 103, 439, 449.
Schizopodium, 207, 209, 212.
Schizothrix, 46.
Schizoxylon, 207.
 Schmitziellées, 81.
Schützia, 270, 272, 275, 300, 312, 313.
Sciadophyton, 127.
Sciadopitys, 389, **390**, 446.
Sciadopitytes, 390, 418.
 Scitamiées, 434, 435.
Sclerostea, 275.
Scolecopteris, 245.
Scolopendrium, 254, 260.
Scorobya, 421.
Scottiella, 292.
 Scythopétalacées, 458, 463.
Scythothalia, 79.
 Secondaire, 40.
Seirococcus, 79.
Selaginella, 119, 154, **165**, 170, 197, 313, 423.
 Sélaginellacées, 134, 161, **164**, 463.
Selaginellites, 165, 444.
Senftenbergia, 250.
 Sénonien, 41.
 Septomycètes, 36, 106.
 Séquanien, 40.
Sequoia, 89, 389, **390**, 391, 397, 398, 460.
Sestrosphaera, 70.
 Shungite, 38.
 Sicilien, 41.
Siderella, 258.
Sigillaria, 151, 158, 167, 169, 170.
 Sigillariacées, 134, 138, **151**, 444, 445.
Sigillariopsis, 153.
Sigillariostrobus, 153, **154**.
 Silicoflagellés, 50, **52**.
 Silurien (Nore du), 440.
 Silurien, 39.
 Sinémurien, 40.
 Siphomycètes, 36.
 Siphonées, 106.
 Siphonées verticillées, 66.
 siphonostèle, 123.
Siphonothallus, 85.
Smilax, 422.
 Softshale, 56.
 Solanales, 436.
Solenocarpus, 251.
Solenomeris, 81.
Solenopora, 80, 96, 440.
 Solénoporacées, **80**, 82, 439.
Solenoporella, 81.
 Sordariacées, 87.
 sores, 425.
Sorocladus, 280.
 Spadiciflores, 434, 435.
 Sparganiacées, 421.
Sparganium, 421.
 Sparnacien, 41.
Spencerites, 154, **161**, 170.
Spermatodon, 310.
 Sphacélariales, 101, 168.
 Sphaeriées, 87.
 Sphaerioidées, 88.
Sphaerites, 88.
 Sphaerococcacées, 79.
Sphaerococcus, 79.
Sphaerocodium, 48, 64.
Sphaerospermum, 298.
Sphaerostoma, 286.
Sphaerostrobos, 409.
Sphagnum, 20, 96, 127.
 Sphaignes, 20, 94.
Sphenastrophylites, 184.
Sphenobaiera, 359, 363.
Sphenolepidium, 390, 395.
 Sphénophyllacées, 175.
 Sphénophyllales, 40, 172, **175**, 195, 198, 209, 257, 407, 444.
Sphenophyllostachys, **176**, 178, 194, 198, 367.
Sphenophyllum, 175, 178, 194, 196, 313, 380, 442.
 sphénoptéridienne (fronde), 200, 283.
Sphenopteridium, 275, 281, **298**, 300, 442.
Sphenopteris, 34, 245, 258, 270, 274, 279, 280, 285, **298**, 300, 341, 442, 446.
Sphenozamites, 195, 330, 338, 344.
Sphyropteris, 258.
Spirogyra, 59.
Spiropteris, 255.
Spirulina, 46.
Splagaznites, 89.
Spongostroma, 44.
 sporange, 220, 261, 313.
 sporangiophores, 194.
Sporocarpion, 109.
Sporogonites, 94, **127**, 129, 441.
Sporolithon, 82.
 sporophylle, 169, 269, 406, 426.
Sporotrichites, 88.
Sporotrichum, 88.
 Squamariacées, 79, 80, **84**.
Stachycarpus, 397.
Stachyotaxus, 399.
Stachypteris, 251, 447.
 Stachyuracées, 459, 464.
 Stakhousiacées, 458, 463.
Stangeria, 331, 332, 335, 341, 346.
 Stangérioidées, 339.
Stangerites, 339.
Staphidiophora, 364.
 Stauroptéridacées, 202, **203**.
 Stauroptéridales, 202, **203**, 212, 259, 261.
Stauropteris, 126, **203**, 205, 226, 256, 259, 268, 312.
Steloxylon, 207, 209.
 Stémonacées, 463.
Stemphyllum, 89.
 Sténoméridacées, 463.
 Sténomyélacées, 294.
Stenopteris, 309.
Stenorachis, 359.
 Stéphanien, 39.
Stephanopyxis, 58.
Stephanospermum, 275, 276.
Stephanophyllum, 363, 364.
Stereulia, 421.
 Sterculiacées, 421, 422.
Sternbergia, 316.
Sterzelia, 137.
Stichoporella, 68, 75.
 Stictidacées, 88.
Stigmara, 86, 138, **139**, 142, 159, 265.
Stigmariopsis, **143**.
 stigmates, 416.
Stigmaphyton, 109.
 Stilbacées, 88.
Stilbites, 89.
Stilbum, 89.
Streptochaeta, 426.
Strobilites, 288, 304.
Sturtia, 258.

Stylidiacées, 465.
Stylocalamites, 186.
 Styracacées, 459.
 Styracales, 436.
Sublepidodendron, 150.
Subrhytidolepis, 153.
Subsigillaria, 153, 155.
Subtrapedia, 46.
Suevioxylon, 421.
Suttcliffia, 272, 288, 293.
Swedenborgia, 384, 391, 409.
Sycidium, 93.
 Sympétales, 435.
Symploca, 48.
 Sympode, 264.
 Synandrées, 435.
 synanges, 426.
 Synanthérées, 437.
Syncardia, 209, 210.
Syndetocheile, 329, 418.
Springodendron, 152.

T

Taenitocrada, 86, 113, 114.
 Taeniopteridienne (fronde), 200.
Taenopteris, 286, 301, 337, 359, 446.
Taiwania, 389.
Takliostrobus, 399.
 Tamaricales, 436.
 Tamaricacées, 464.
 Taxacées, 368, 376, 378, 407, 408.
 Taxinées, 368, 402.
Taxites, 397, 401, 402.
 Taxodiacées, 368, 369, 378, 384, 385, 388, 391, 408.
Taxodioxydon, 389, 390.
Taxodium, 378, 388, 391.
Taxospermum, 324.
Taxoxylon, 403.
Taxus, 375, 376, 377, 378, 379, 402, 403, 405, 408.
 tégument, 269, 412.
Telangium, 281, 284, 288, 300.
Teleutosporites, 88.
 télescope, 261.
 télome, 133, 226, 269.
 Temps géologiques, 17.
Tempskya, 250.
 Térébinthales, 434, 435.
Ternstroemia, 48.
Terquemella, 72.
 terre d'Infusoirs, 56.
 Tertiaire, 41.
Tetracentron, 356.
Tetraclinis, 380, 392.
Tetrapedia, 46.
 Tétraspores, 59, 60.
Tetrastichia, 281, 284, 300, 380.
Teutloporella, 68.
 Teutloporellées, 68, 447.
Thallonia, 127, 129.
 Thallophtyes, 36, 43, 97, 108, 441, 452.
Thamnium, 96.
Thamnocladus, 85, 441.
Thamnopteris, 210, 227, 229, 231, 237, 241, 258, 260, 268.
 Thanétien, 41.
Thaumatoporella, 68, 75.
Thaumatopteris, 254, 447.
 Théacées, 458.
 Théales, 436, 458, 459, 463.
Thinnfeldia, 272, 303, 309, 447.
Thuiles, 392, 393.
Thuja, 374, 392.
Thujopsis, 392.
 Thuringien, 39.
 Thurniacées, 463.
Thursophyton, 123, 128.
Thylax, 29, 60.
 Thymélacées, 458.
 Thyméléales, 436.
Thyrsooporella, 70.
 Thyrsooporellées, 70, 76.
Thyrsopteris, 199, 253, 417.
Tieta, 245.
 Tilliales, 436, 458, 463.
 Tilletiacées, 88.
Tingia, 196, 197, 446.
Tinglostachya, 197.
Titanophyllum, 327.
 Tithonique, 40.
Tmesipteris, 131.
 Toarcien, 40.
Todea, 230.
Todeopsis, 227.
Todites, 227.
Tolypella, 93.
Torellia, 363, 364, 402.
Torreya, 378, 402, 408, 460.
Torula, 89.
Torulites, 89.
 Tourbe, 20.
 Tovariacées, 462.
Trachycarpus, 453.
Trametites, 88.
 Tremandracées, 461, 465.
Tretmophyllum, 363.
 Trias, 40.
 triasique (flore), 447.
Triceratium, 58.
Trichopitys, 363, 366.
 Tricoques, 434, 435, 437.
 Trigoniacées, 462.
Trigonocarpus, 276, 286, 288.
Triletes, 147.
 Trilliées, 459, 461, 464.
Trinocladus, 70.
 Tripel, 57.
Triploporella, 70.
 289, 290, 311, 411.
 Triploporellées, 70, 75.
 tripoli, 20, 56.
Tristachya, 181.
 Tristachyacées, 181.
 Tristachyales, 172, 181, 195, 444.
 Triuridales, 434, 436.
Trochiliscus, 92, 441.
 Trochodendracées, 464.
 Tropaeolacées, 462.
Trochodendron, 356.

Tsuga, 380, 386, 405.
 Tuberculariacées, 88.
 Tubicaulidacées, 202, 234, 240.
Tubicaulis, 232, 240.
 Tubiflorales, 435.
 Tubiflores, 422, 434, 437.
Tumion, 403.
 Turonien, 41.
Tylocladon, 381.
 Typhales, 421, 436.
 Tyrrhénien, 41.

U

Ulex, 451.
 Ulmacées, 421.
Ulmannia, 384, 385, 396, 408.
Ulmus, 421.
Ulodendron, 159.
 ulodendroïdes (cicatrices), 143, 159.
Umkomasia, 309, 310.
Uragiella, 68, 75.
 Urgonien, 41.
 Urticacées, 422.
 Urticales, 421, 430, 434, 435, 436, 437.
Uteria, 70.
 Utériées, 70, 76.

V

Vaginopora, 72.
 vaisseaux (origine), 102.
 Valanginien, 41.
Vallacerta, 52.
Vardekloeftia, 347.
 vascularisation, 265.
Vermiporella, 66, 440.
Vertebraria, 302.
 Verticillées, 421, 435, 437.
Vesquia, 403.
Viburnum, 422.
 Villafranchien, 41.
 Vindobonien, 41.
 Virgorien, 40.
 Violacées, 305, 424.
 Violales, 436.
Völkelia, 207, 211.
Voltzia, 282, 384, 391, 408.
Voltziopsis, 384, 385, 391, 408.
 Volvocales, 59, 60.

W

Waiadites, 95.
Walchia, 380, 381, 383, 384.
Walchianthus, 34, 380.
Walchiopremnon, 381.
Walchostrobus, 34, 380.
Walcomia, 338, 340, 384.
Walcomiella, 384, 391, 405, 408, 445, 446.
Waputikia, 85, 439.
Wardia, 298.
 Wealdien, 40.

- Weichselia*, 231, 253.
Weltrichia, 355, 356.
Welwitschia, 410, **412**, 413, 415, 418, 454.
Welwitschiacées, 409, 463.
Welwitschiales, 37, 449.
Werfénien, 40.
Westersheimia, 355, **356**.
Westphalien, 39.
Whittleseya, 273, 286, **290**, 292.
Whittleseyées, 125, 273, 290, 301.
Widdringtonia, 392, **394**.
Widdringtonites, **394**, 448.
Wielandiella, 344, 347, **354**.
Williamsonia, 344, 345, 346, 347, **353**, 356.
Williamsoniella, 301, 344, 347, **354**.
Windwardia, 363, 364.
Wintéracées, 436.
- Woburnia*, 421.
Woodia, 254.
Woodwardia, 254.
- X**
- Xanthidium*, 59.
Xanthorrhoeacées, 458, 465.
Xylariacées, 88.
Xylomites, 89.
Xyridales, 436.
- Y**
- Yarravia*, 125, 272, 426, 440.
Yucca, 327.
Yuccites, 327.
Yuknessia, 85, 439.
- Z**
- Zamia*, 332, 334, 337, 340, 359.
Zamioidea, 338, 339, 447.
- Zamioïdées*, 337, 338, 339, 448.
Zamiostrobus, 336.
Zamites, 327, 336, 337, 339, 344, 408.
Zechstein, 39.
Zelleria, 300.
Zelkova, 460.
Zimmermannia, 136.
Zingibérales, 436, 462.
Zittelina, 72.
Zizyphus, 422.
Zoophycos, 78.
Zosterophyllum, 113, **114**, 118, 441.
Zygnémacées, 97.
Zygnémales, 103.
Zygoptéridales, 200, 202, 211, 212, **213**, 226, 240, 248, 258, 259, 263, 264, 268, 297, 380, 445, 446.
Zygopteris, 213, **218**, 219, 221.

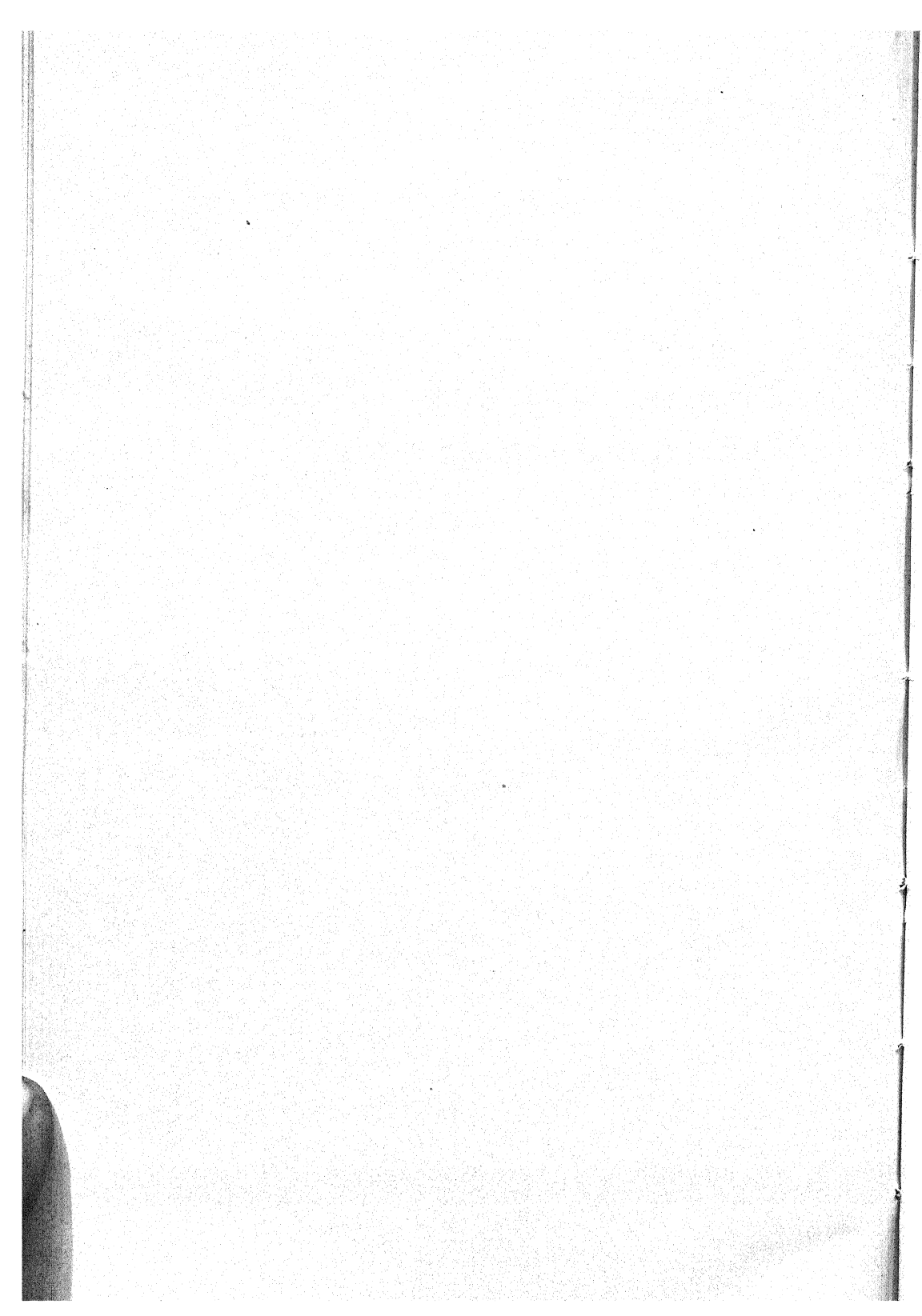
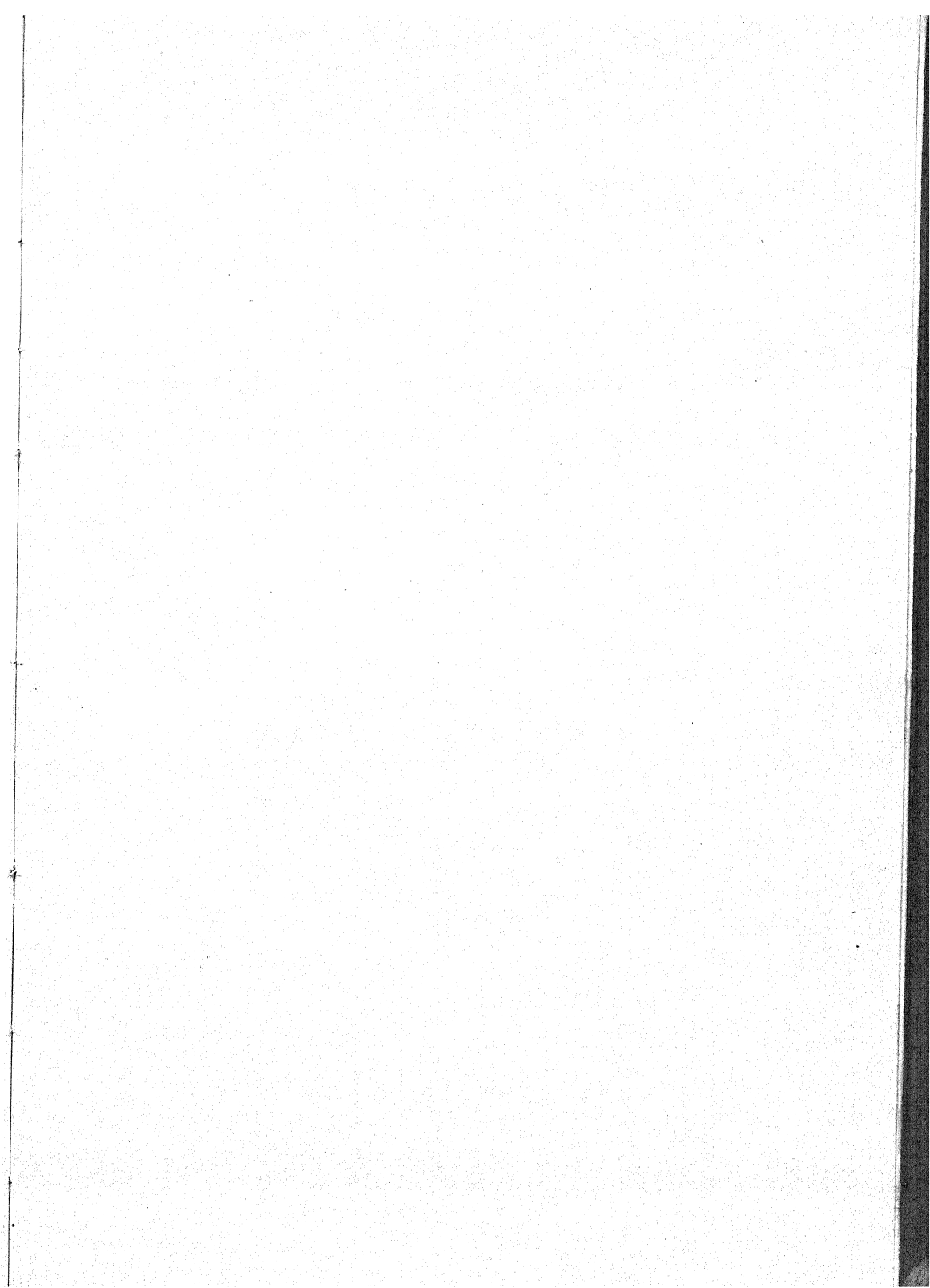


TABLE DES MATIÈRES

PRÉFACE	7
INTRODUCTION	11
SUR LA DURÉE DES TEMPS GÉOLOGIQUES.....	17
LES ROCHES DE FOSSILES.....	20
Les houilles	21
REMARQUES SUR LA NOMENCLATURE DES FOSSILES.....	34
APERÇU SUR LES GRANDS GROUPES SYSTÉMATIQUES DES VÉGÉTAUX.....	36
LES ÉPOQUES GÉOLOGIQUES ET LEURS PRINCIPAUX CARACTÈRES BOTANIQUES....	38
LES VÉGÉTAUX FOSSILES ET LEURS RAPPORTS AVEC LES FORMES VIVANTES....	43
Plantes non vasculaires	43
I. Thallophytes	43
Schizophytes, 43. — Myxomycètes, 48. — Protophyccées, 49.	
— Flagellés, 50. — Diatomées, 56. — Conjuguées, 59. —	
Chlorophycées, 59. — Phéophycées ou algues brunes, 78.	
— Rhodophycées ou algues rouges, 79. — Algues (ou	
végétaux rappelant les algues) de position systématique	
inconnue, 84. — Champignons, 86. — Lichens, 89.	
II. Charophytes	89
III. Bryophytes	93
IV. Les algues et leur rôle probable dans la gerèse du monde	
végétal	96
V. Remarques sur la phylogénèse et la systématique des princi-	
paux groupes de plantes non vasculaires.....	103
Algues, 103. — Charophytes, 104. — Bryophytes, 104. —	
Champignons, 105.	

Plantes vasculaires	108
<i>Plantes sans graines</i>	108
I. Cryptogames vasculaires	108
Nématophytes, 108. — Psylphytinées, 110. — Rapports des végétaux vasculaires les plus anciens avec les autres groupes de plantes, 128. — Lycopodinéés, 133. — Articulées, 172. — Næggérathiales, 196. — Fili- cinées, 199. — Les étapes de la morphogénèse des végétaux, 264.	
II. Préphanérogames	269
Ptéridospermées, 270. — Cordaitales, 315.	
<i>Plantes à graines</i>	329
I. Gymnospermes	329
Cycadophytes, 329. — Gynkgoales, 359. — Coniférales, 363. — Gymnospermes de position systématique inconnue, 408.	
II. Chlamydospermes	409
III. Les angiospermes	419
VUE D'ENSEMBLE SUR LE DÉVELOPPEMENT DES TYPES DE VÉGÉTATION ET DES FLORES DANS LE TEMPS	439
BIBLIOGRAPHIE	467
INDEX ALPHABÉTIQUE	477



LIBRAIRIE MASSON et C^{ie}
Paris. — N° 107.
Dépôt légal : 2^e trim. 1944.

Numéro d'autorisation :
N° 11231

F. SOULISSE-MARTIN
Imprimeur. N° 31.1172.
Niort (Deux-Sèvres).
Dépôt légal : 2^e trim. 1944.
N° d'ordre : 10.